86-1448/

Geological Survey of Canada
Miscellaneous Report 43

Fossils of the Burgess Shale

A National Treasure in Yoho National Park, British Columbia

S. Conway Morris
H.B. Whittington

1985

© Minister of Supply and Services Canada 1985

Available in Canada through

authorized bookstore agents and other bookstores

or by mail from

Canadian Government Publishing Centre
Supply and Services Canada
Ottawa, Canada K1A 0S9

and from

Geological Survey of Canada offices:

601 Booth Street
Ottawa, Canada K1A 0E8

3303-33rd Street N.W.,
Calgary, Alberta T2L 2A7

100 West Pender Street
Vancouver, British Columbia V6B 1R8
(mainly B.C. and Yukon)

A deposit copy of this publication is also available
for reference in public libraries across Canada

Cat. No. M41-8/43E Canada: $5.75
ISBN 0-660-11901-3 Other countries: $6.90

Price subject to change without notice

Cover photo

Marrella *(x5), exposed from the underside, showing the spines curving back from the head, the antennae (a), a second long appendage (b), and the many pairs of limbs on the trunk. At the back, a dark patch is visible on the rock; a stain caused by decay products leaking out of the body into the surrounding sediment.*

Cette publication est aussi disponible en français

Critical readers

J.D. Aitken
B.S. Norford
N.C. Ollerenshaw

Authors' address

Sedgwick Museum
Department of Earth Sciences
University of Cambridge
Downing Street, Cambridge, England

Scientific editor

N.C. Ollerenshaw

Preface

The Burgess Shale was discovered and made famous by Charles D. Walcott, who recognized the importance of its unique fossils and spent the summers of 1909-1913 painstakingly quarrying and collecting. A half-century later, Walcott's large collection was still virtually the only material available for study of the Burgess Shale fauna, and it was widely believed that the fossil-bearing beds had been completely quarried away. Many of Walcott's collection and preparation methods, and the fund of biological knowledge on which he based his interpretation of the fauna, had become outmoded. The scientific need for a modern re-study of the Burgess Shale fauna and flora was evident, as was the value of new material, collected according to modern standards, if it could be obtained.

Reconnaissance by geologists of the Geological Survey of Canada indicated that some fossil-bearing beds remained at the site, and perhaps could be made to yield their treasure. Officials of Parks Canada, recognizing the scientific importance of a modern study, gave permission to re-open the quarry. Professor Harry B. Whittington, then of Harvard University, was invited to lead the paleobiological team, because of his comprehensive knowledge of the fossil groups involved and his success with innovative photographic techniques of illustration. The Geological Survey of Canada provided financial and logistical support for the quarrying effort in 1966 and 1967, and studied the geology of the Burgess Pass area to establish the environment in which this unique deposit was laid down.

The extensive results of this work are mainly published in very specialized scientific journals. This special paper, a contribution of the Geological Survey of Canada to the Centennial of the National Parks of Canada, is designed to explain the Burgess Shale, and the significance of its famous fossils, to the interested public.

CONTENTS

1 Introduction
2 Recent work, and how the shale was formed
2 The fauna and flora
2 The flora
2 The fauna
2 Arthropods
13 Polychaete worms
13 Priapulid worms
14 Brachiopods
14 Echinoderms
15 Molluscs
15 Hyolithids
15 Cnidarians or coelenterates
15 Chordates
20 Sponges
21 Miscellaneous animals
28 The scientific significance of the Burgess Shale
29 Appendix (N.C. Ollerenshaw)
29 Geological time scale
30 Glossary

Illustrations

Figures

3 1. Schematic cross-section of the stratigraphic sequence of sedimentary rocks deposited in the vicinity of Field, Yoho National Park.
4 2. A paleoreconstruction of the deeply embayed, Middle Cambrian reef escarpment that separated the shallow-water, reef areas of limestone deposition from the deep-water basin in which silts and muds (including the Burgess Shale) accumulated.
5 3. The relative abundance of the major groups of animals in the Burgess Shale.
5 4. *Marpolia.*
6 5. *Pagetia.*
6 6. *Olenoides.*
7 7. *Marrella.*
8 8. *Canadaspis.*
8 9. *Yohoia.*
9 10. *Leanchoilia.*
9 11. *Sidneyia.*
10 12. *Molaria.*
10 13. *Burgessia.*
11 14. *Aysheaia.*
11 15. *Canadia.*
12 16. *Burgessochaeta.*
12 17. *Insolicorypha.*
13 18. *Ottoia.*
14 19. *Selkirkia.*
15 20. *Louisella.*
16 21. *Micromitra.*
17 22. *Hyolithes.*
18 23. *Pikaia.*
19 24. *Vauxia.*
20 25. *Eiffelia.*
21 26. *Opabinia.*
22 27. *Anomalocaris.*
23 28a. *Anomalocaris.*
23 b. *Anomalocaris.*
24 29. *Wiwaxia.*
25 30. *Dinomischus.*
26 31. *Hallucigenia.*
27 32. Restoration, showing some of the Burgess Shale species living on, above, and in the muddy sediments being deposited at the foot of the submarine cliff.

FOSSILS OF THE BURGESS SHALE, A NATIONAL TREASURE IN YOHO NATIONAL PARK, BRITISH COLUMBIA

INTRODUCTION

In Yoho National Park, near the small town of Field, British Columbia, the magnificent mountains of the Main Ranges of the Canadian Rockies are composed almost entirely of sedimentary rocks that were deposited during what is known to scientists as the Cambrian Period. In human terms, these rocks are of immense antiquity; radiometric methods of dating[1] indicate that they were deposited approximately 530 to 560 million years ago. Even though there is no ready yardstick by which we can comprehend such figures, it is worth recalling that the Earth itself is about 4600 million years old. In other words, almost 90 per cent of Earth's history had elapsed prior to Cambrian times.

Even a cursory glance at the rocks surrounding Field will reveal that they range from inclined to more or less flat lying; and it might be supposed that the flat-lying strata have not been tilted or folded since their original deposition. In fact, the rocks have undergone considerable displacement and are nowhere near the position where they were originally laid down. This is because part of the process of mountain building in the Rockies involved the thrusting and eastward transport of huge slices of rock that formerly were located far to the west of their present positions.

The sedimentary rocks are varied in composition, and even at a distance can usually be recognized from the colour of weathering. For example, the yellowish brown rocks on the lower slopes and cliffs of the surrounding mountains are predominantly sandstone, while, higher up, bluish-grey limestones and darker brown shales are distinguishable. Most if not all the Cambrian sediments of this area were deposited under marine conditions. The presence of fossil brachiopods and echinoderms in these rocks, animals that today are never found in freshwater but only in the seas, strongly suggests marine conditions during deposition. We therefore assume that the other fossils found with them are also marine creatures.

As is typical for Cambrian rocks the world over, trilobites are the most abundant fossils in these strata. Trilobites are an extinct group of arthropods (literally animals that had jointed legs), distant relatives of the modern shrimps and lobsters, that had an external shell or exoskeleton reinforced with calcium carbonate. Other kinds of fossils accompany the trilobites. The fossil brachiopods were bivalved creatures, some representatives of which still survive in some abundance and variety at various depths in the sea, all over the world. Hyolithids, an extinct group with a characteristic conical shell that could be closed by a lid-like plate called the operculum, are also abundant. Somewhat rarer in the Cambrian rocks are the remains of sponges and echinoderms (a group represented in present-day seas by starfish, sea urchins and crinoids), but these almost invariably consist of scattered spicules and plates because the soft tissues connecting them rapidly rotted after death. Indeed, the only reason these groups are preserved as fossils is because they possessed skeletal hard parts that were resistant to decay following the death of the animal. Their associated soft parts quickly decomposed and disappeared after death and, normally, paleontologists can only guess as to what such soft parts looked like.

Under normal circumstances, therefore, only the hard parts of fossils are preserved. These include the shells of bivalves and gastropods, the exoskeletons of trilobites, and the plates of echinoderms - all of which are made of calcium carbonate. However, if one looks at a modern assemblage of animals living on and in the seafloor, it transpires that, although there are indeed many species (especially snails and clams belonging to the group Mollusca) with hard parts, there are usually as many, if not more, that are either soft-bodied or have such delicate skeletons as to stand a minimal chance of preservation. While we know that the character of marine life has changed very substantially since the Cambrian, there is no good reason to think that soft-bodied animals were any less common in ancient seas than today. Indeed, the reverse may well have been true. Normally, paleontologists must be content with what the fossil record provides in the form of various skeletal remains, and only the tracks and burrows (trace fossils) left by walking (crawling) and tunnelling soft-bodied creatures hint at their former diversity. Occasionally, however, for reasons that are not well understood, the processes of decay that normally result in the destruction of soft tissues and delicate skeletons are suspended or avoided. Such examples of soft-part preservation in the fossil record are of extraordinary importance to paleontologists because they give a far more accurate insight into the original diversity of life than is normally available. A number of such soft-bodied faunas are known through the fossil record, but it is arguable whether any surpass in overall importance the amazing example located here in Yoho National Park. The fauna is of particular importance in that it is a sample of marine life early in the history of multicellular animals, only a few tens of millions of years younger than the earliest animals with preservable hard parts. The Burgess Shale fauna (and flora) occurs at two horizons, exposed in small quarries, on the west side of the ridge (Fossil Ridge) that runs between Mount Field and Wapta Mountain, about 4.8 kilometres north of the town of Field.

The fossils remaining at these quarries are irreplaceable, and the rocks containing them may yet yield further clues as to the origin of these unique deposits. For this reason, **access to the quarries is by permit only** (obtainable at the Yoho Park Administration office, in Field). The responsible visitor will report any thieves or vandals to the nearest Park Warden. **Visitors caught removing fossils or rocks from any part of the Park are liable to prosecution.**

The discovery of the Burgess Shale fossil beds seems to have been largely accidental, and the story now forms part of the folklore of paleontology. What appears to have happened is that the eminent Cambrian paleontologist, Charles D. Walcott, who was Secretary of the Smithsonian Institution in Washington, D.C., U.S.A., was riding with

[1] Radiometric methods of dating are based on the rate of decay of radioactive elements contained in rock-forming minerals.

Cambridge Earth Science Publication 608

members of his geological expedition during an autumn day in 1909 along the trail that traverses the west side of Fossil Ridge. One of the horses stopped at a loose block deposited by an avalanche, Walcott then dismounted and noticed that the block contained soft-bodied fossils. He must have been aware immediately of the importance of his find, but it was only on his return the following year, when the intact stratum from which the block had fallen was discovered, that he realized the treasure-trove he had stumbled upon. Five seasons of quarrying, in what Walcott named the "Phyllopod bed", yielded tens of thousands of exquisitely preserved arthropods with only the most delicate of skeletons, soft-bodied worms, sponges, algae, and a wide variety of more peculiar groups, as well as typical Cambrian animals such as trilobites, brachiopods, molluscs and echinoderms, some of which also had their soft parts preserved. This material was shipped to the Smithsonian Institution where it is still available to researchers. Walcott described much of the biota, but his descriptions were preliminary and it was clear that a great deal remained to be learnt about the Burgess Shale fauna and flora, and about its origin in relation to its environment.

RECENT WORK, AND HOW THE SHALE WAS FORMED

In 1966, the Geological Survey of Canada was given permission by Parks Canada and the authorities of Yoho National Park to reopen the Burgess Shale quarries. In this and the ensuing year many more specimens were collected, and they, together with Walcott's earlier collections, provided the impetus for a systematic redescription of all the fossils. Detailed studies of the geology of the area in the post-Walcott years, by Charles Ney, D.G. Cook, W.H. Fritz, J.D. Aitken and I.A. McIlreath, have provided a fairly clear picture of the site in which the fossils accumulated. The Burgess Shale is now recognized as part of a sedimentary sequence of silts and muds (Fig. 1) deposited in relatively deep water immediately adjacent to an enormous reef-like structure that was originally composed of limestone (calcium carbonate), perhaps secreted by marine algae. The limestone has been altered chemically since deposition to the rock known as dolomite (or dolostone). The edge of this reef originally formed a vertical submarine escarpment many kilometres in length, its upper surface and rim lying under shallow, sunlit waters and the face of its cliff-like edge plunging into the gloomy depths hundreds of metres below (Fig. 2). Careful mapping and reconstruction of this reef, now dissected by erosion and faulting, led to the discovery that in some way the reef escarpment controlled the distribution of the faunas that lived on and in the muds of the adjacent deep water. As well as the Burgess Shale fauna, other prolific faunas, especially rich in trilobites, were known to exist just beside the reef. The most famous of these additional faunas are preserved in the great fossil beds (*Ogygopsis* Shale) exposed on the northwest shoulder of Mt. Stephen. However, no equivalents of the Burgess Shale with its plenitude of soft-bodied fossils had been recognized elsewhere along the reef escarpment until, with the active co-operation of the Park authorities, D.H. Collins and his colleagues from the Royal Ontario Museum (Toronto) mounted a systematic search for new soft-bodied fossil localities. To date, more than a dozen such localities have been found along a 20 km stretch of the reef escarpment. However, important as these new localities are, none rivals the Burgess Shale in the diversity of its forms and the exquisite preservation of the fossils. The Burgess Shale fauna is still the ultimate source for the greatest insights into the vanished Cambrian world.

Although we cannot explain fully why the preservation of the fossils is so exceptional, there were clearly a number of important factors. The animals were living on and in the muds at the foot of the submarine cliff (Fig. 32). Periodically, patches of the wet mud slumped downslope, forming a dense submarine cloud of mud containing the live animals that were on and in it, as well as carcasses and broken pieces of algae. This cloud travelled probably only a relatively short distance, before the fine grained mud settled and rapidly buried the animals and plants. Thus, whole animals and bits of algae were buried, and levels of oxygen at the burial site were probably very low so that rates of organic decay were correspondingly reduced. Other poorly understood physical and chemical factors also must have intervened to explain the preservation of soft parts as thin films of mineral matter. Parts of these films reflect light, as the photographs in figures 6, 16, 18, and 23 show.

THE FAUNA AND FLORA

The Burgess Shale fauna consists of over 120 species, representing various arthropods, molluscs, brachiopods, cnidarians, sponges, polychaete worms, priapulid worms, echinoderms, chordates, and a number of miscellaneous forms that are not readily accommodated in any of the major groups (phyla) of animals (Fig. 3). A considerable number of algae also occur. The species are not equally abundant; some are known from thousands of individuals, whereas others are known only from a single specimen.

THE FLORA

The flora of the Shale consists of delicate, branching remains of seaweeds or algae that are preserved abundantly in specific thin layers in the quarry that Walcott excavated. In one layer, *Marpolia* (Fig. 4) occurs as masses of broken fragments, with few other fossils and no other alga in the same layer. Other thin layers have yielded abundant broken parts of an alga in the form of a perforated sheet. Walcott described many other algal species, but all are rare; no detailed study of these fossils has been published since his work. The way the fossil algae occur, separate from one another and only rarely associated with animal fossils, suggests that they may have lived in a different environment from the animals, possibly attached to the submarine cliff, and were periodically broken off and swept down to be buried in a slumped layer.

THE FAUNA

Arthropods

Arthropods are the most abundant (in terms of specimens collected) and varied (in numbers of genera and species) of the animal fossils in the Burgess Shale (Fig. 3). Their familiar living relatives are the insects and spiders of the continents and, in the sea, crabs, shrimps and lobster. The arthropod's segmented body has a pair of jointed legs on

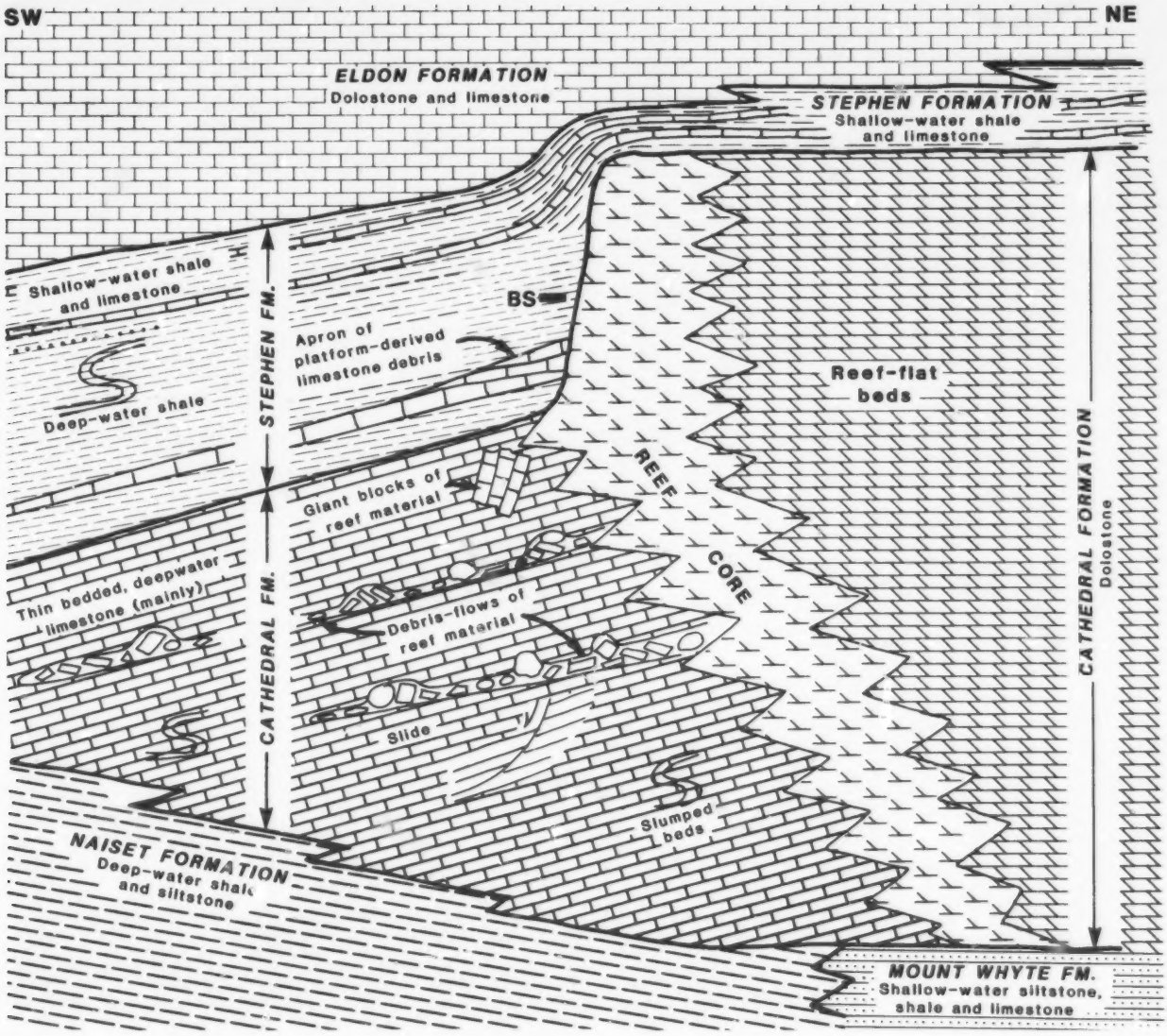

Figure 1. *A schematic cross-section of the stratigraphic sequence of sedimentary rocks deposited in the vicinity of Field, Yoho National Park.*

The approximate position of the Burgess Shale within this column is marked by a rectangle labelled BS. All formations shown are of Middle Cambrian age. (After Aitken and McIlreath, 1984, **Geos**, *vol. 13, no. 1, p. 19).*

each segment, and these legs, as well as the body, have stiffened outside coverings. This exoskeleton may be of tough, tanned, organic material, or may be reinforced with a layer of calcium carbonate, as in the claws, limbs and body covering of crabs and lobsters. A group of segments at the front of the body form a head, which may bear eyes and have specialized limbs for catching, cutting, and grinding food. The main body or trunk, behind the head, consists of a series of similar segments with paired limbs. Finally, there is a tail region which may be: a plate, formed by fused segments; or fan-like; or a spine. Trilobites [literally three lobes – hence tri-lob(e)-ite] are an extinct group of arthropods that show this tripartate division of the body .

At most places in the world where fossils can be collected from Cambrian rocks, the commonest fossils are parts of the exoskeletons of trilobites that were reinforced with calcium carbonate and were, therefore, more likely to be preserved. In the Burgess Shale, parts of trilobite exoskeletons are common; and splendid, complete exoskeletons, with the head, trunk and tail linked together, also occur (Fig. 5). Most unusual, however, is the occurrence of complete exoskeletons of *Olenoides* (Fig. 6) with the antennae and limbs in place beneath them. Because of the compaction of the body after burial, each limb is reduced to a thin, flattened sheet, and the series of limbs overlap each other like tiles on a roof.

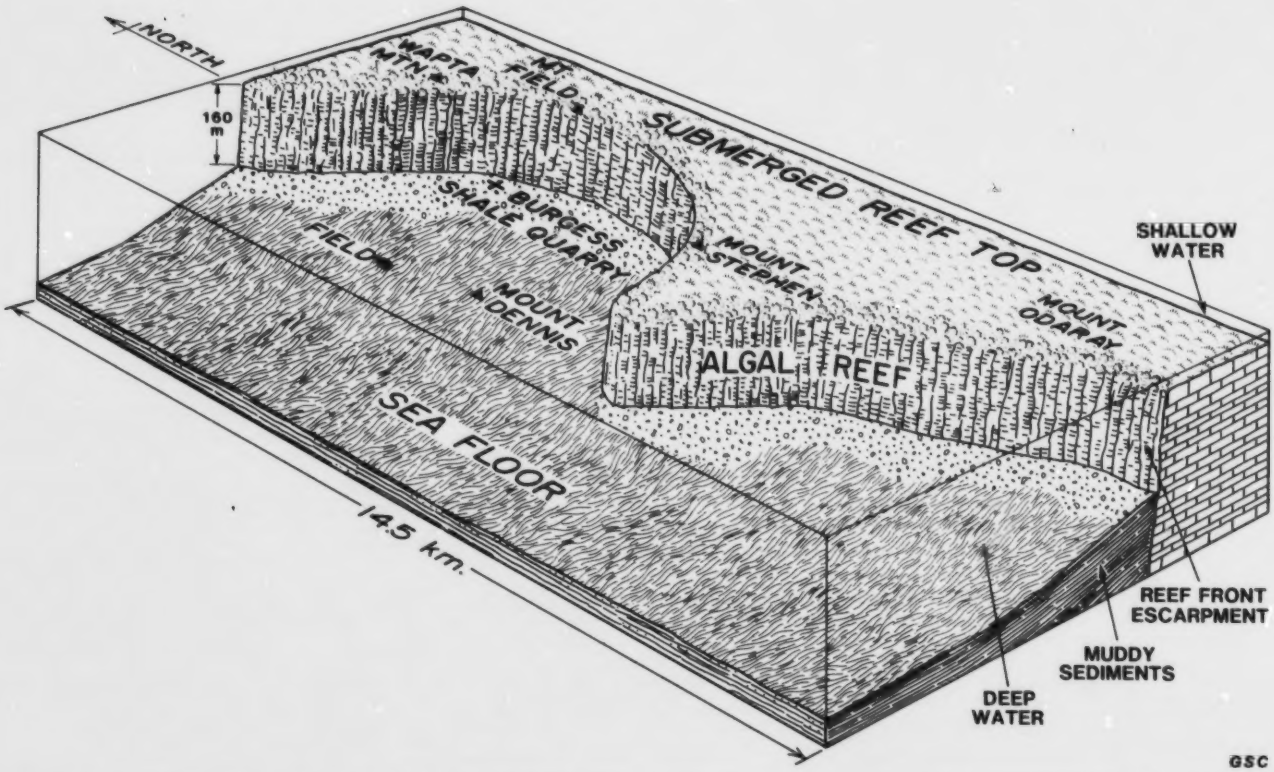

Figure 2. *A paleoreconstruction of the deeply embayed, Middle Cambrian reef escarpment that separated the shallow-water, reef areas of limestone deposition from the deep-water basin in which silts and muds (including the Burgess Shale) accumulated. The present relative locations of the Burgess Shale quarry, the town of Field, and various mountains are indicated.*

During the process of burial, mud seeped between the appendages and exoskeleton of *Olenoides*. This sediment subsequently was compressed to a thin layer of rock matrix separating the individual limbs one from another, and all the limbs from the exoskeleton. By using a tiny cutting tool, individual limbs can be exposed under the microscope. Thus, the joints in a walking leg, and the spines on the inner side and on the basal segment, have been revealed. By means of a reconstruction of the animal, it can be suggested how it walked and swam (feebly), and how food was caught by the spiny legs, torn and shredded, and passed forward to the mouth, located beneath the head.

Specimens of three other, very different, species of trilobites in the Shale have limbs preserved, but in the majority of species limbs and other soft parts are unknown.

The most common fossil in the Burgess Shale is *Marrella* (Fig. 7). Only 1 to 2 cm in length, this fossil has a conspicuous, dark, oily-looking stain, generally situated at the posterior end. Two pairs of long spines curve back over its body from the wedge-shaped head. It sensed the environment with a pair of long antennae, and the adjacent pair of feathery appendages swept food particles toward the mouth at the back of the head. Along its slim body *Marrella* had jointed walking legs, with a filamentous gill branch at the base of each leg. The dark stain was probably made by contents of the body that seeped out into the surrounding muddy matrix after burial. *Marrella* is an arthropod, but was not a trilobite, and did not have an exoskeleton stiffened with mineral matter. It is one of the 30 or more kinds of essentially soft-bodied arthropods in the Shale, none of them trilobites, that constitute an amazing and varied component of the fauna. In general, these "non-trilobites" cannot be matched with any other early Paleozoic marine animals known anywhere else in the world.

The second most common "non-trilobite" is *Canadaspis* (Fig. 8), which has a shell consisting of left and right mirror-image valves covering the head and part of the trunk, the rest of the trunk and tail projecting at the back. Careful removal of one valve has exposed limbs that are remarkably like those of some living crustaceans. Crustacea include the crabs, shrimps and lobsters of today's seas, and *Canadaspis* is their oldest known ancestor. *Waptia* also had a bivalved shell, but quite different limbs, long antennae, and conspicuous eyes (see Figure 32). The cylindrical back part of its trunk may have been muscular, permitting the bilobed tail to be flicked down, causing the animal to dart backward. A similar type of quick movement is used by living crustaceans to escape predators. *Yohoia* (Fig. 9) is much smaller, and is distinguished by a pair of limbs projecting in front of its head. Each of these limbs had an "elbow" joint and four "fingers" at the tip, and they were probably used to pick up food particles and bring them to the mouth at the front of the head. The larger and more distinctive *Leanchoilia* (Fig. 10) has a most extraordinary pair of limbs at the front; each limb is curved, and jointed at the base. Three joints carry shafts, each having a long, annulated extension that was presumably sensory. The third shaft has claws at the base of the extension. *Leanchoilia* did not have walking legs, but presumably could swim by flapping the lobes along the sides of the body. How it used the great front limbs is uncertain, but it may have rested on them when feeding on the sea bottom.

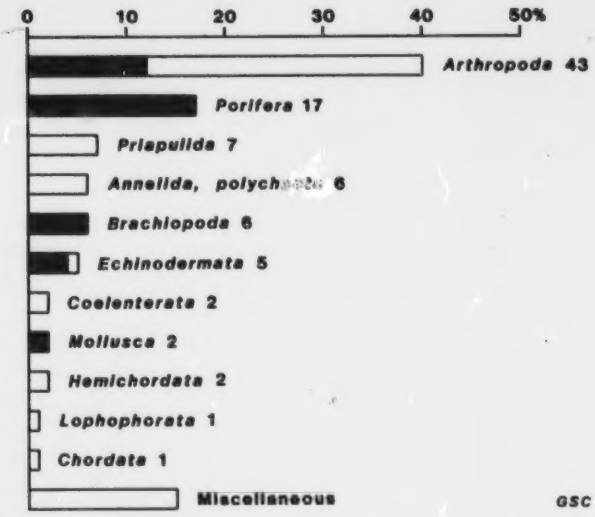

Figure 3. *The relative abundance of the major groups of animals in the Burgess Shale.*

The number of genera in each group is given, and the length of a bar shows the percentages of the total (of 107 genera) that belong in each group. The solid black portion of a bar shows the proportion of the genera in that group that had mineralized hard parts.

Sidneyia (Fig. 11) was the first of the "non-trilobites" to be described by Walcott, and was named after his son who found it. The walking legs on the trunk are remarkably like those of the living horseshoe crab, *Limulus*. The gut is preserved, and in it are broken shells of brachiopods, *Hyolithes* and trilobites, evidence that this animal could catch and crush hard-bodied prey. Two other quite different "non-trilobite" forms are *Molaria* (Fig. 12) and *Burgessia* (Fig. 13), both of which walked on the seafloor, and either fed on other tiny animals or scavenged. Each had a long tail spine, which probably served, in part, as a defensive weapon.

This brief account of some of the "non-trilobites" shows how different they were one from another in size, form and kinds of limbs. Some arthropods, like *Olenoides* and *Sidneyia*, were carnivores, actively searching for prey on and in the seafloor. Others, like *Canadaspis* and *Leanchoilia*, probably stirred up the mud and fed on scraps of organic matter on the seafloor, while smaller particles, and perhaps minute animals, served as food for *Marrella* and *Burgessia*. *Yohoia* possessed a special pair of limbs for picking up food particles and carrying them directly to its mouth. None seems to have been a strong swimmer, but some may have been able to dart away from an enemy. Thus it is clear that adaptations and modes of life were as different for individual species of these ancient animals as they are for the creatures in today's seas.

Rare but most interesting is *Aysheaia* (Fig. 14), with its thick body and short legs ending in tiny claws. Fossils of this animal show that it did not have a stiff exoskeleton, and that both body and legs were flexible. When Walcott published the first pictures of this fossil, calling it a worm, zoologists

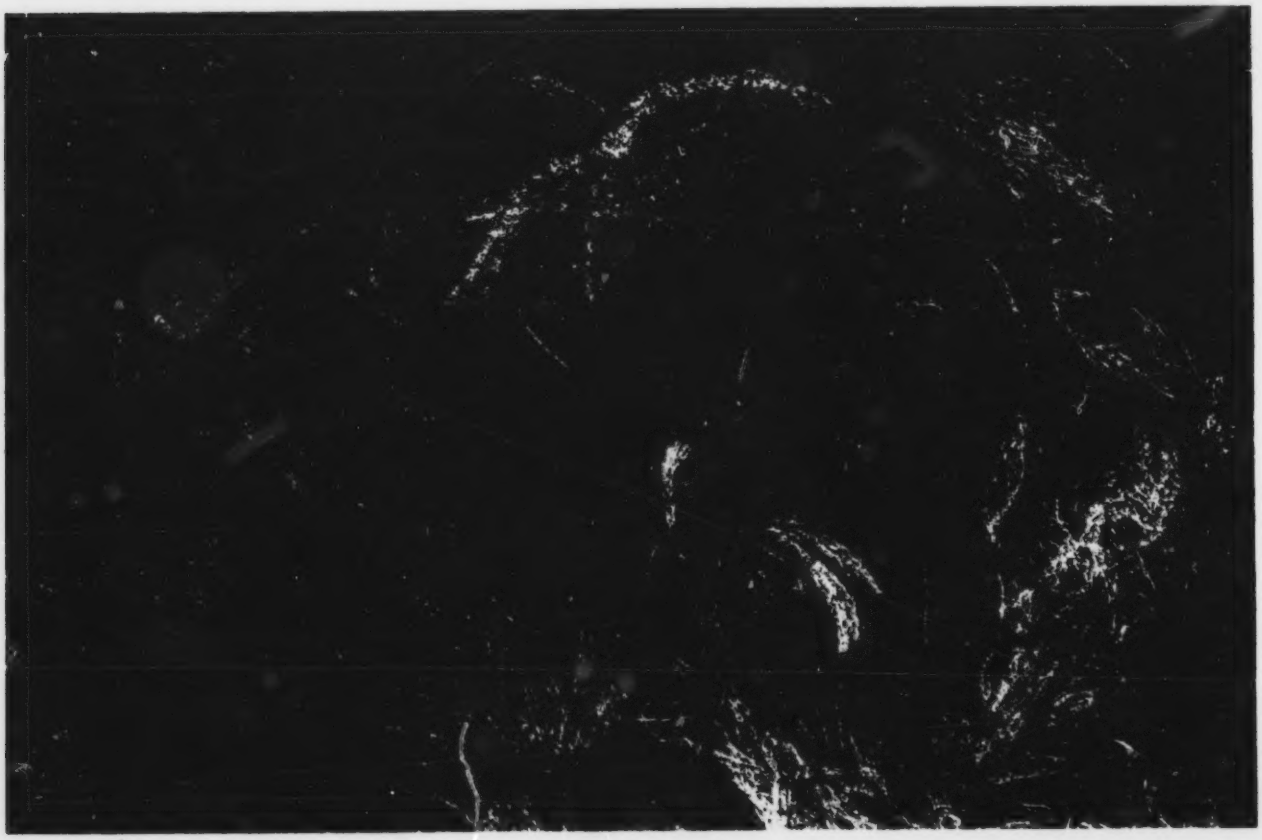

Figure 4. Marpolia *(x2.8), showing the broken fragments of this delicate, branching seaweed.*

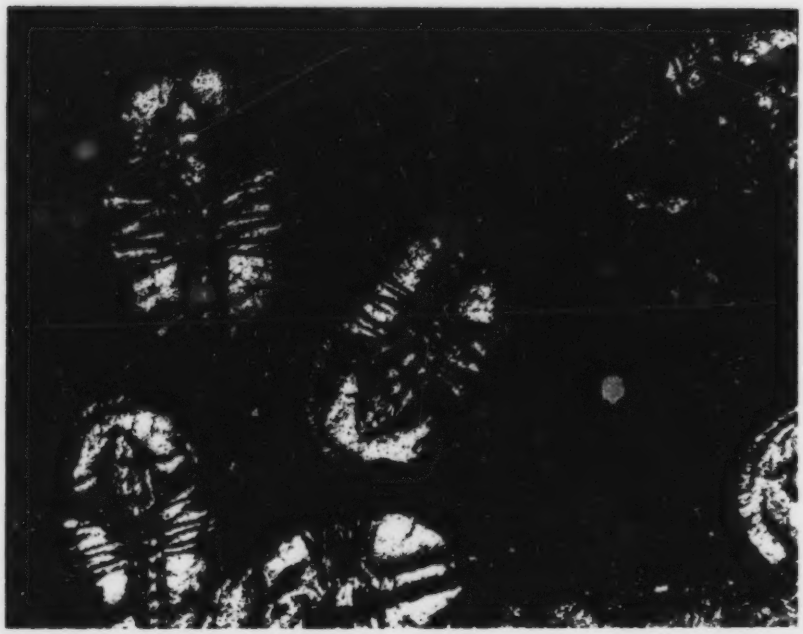

Figure 5. ***Pagetia*** *(x9.2). A group of specimens.*

Curiously, no soft parts have been identified in either this trilobite or a number of other species. ***Pagetia*** *may have been a floater or swimmer, normally living high above the seabed.*

Figure 6. ***Olenoides*** *(x1.7). A complete specimen of the trilobite, showing the jointed, spiny walking legs beneath the exoskeleton.*

Figure 7. ***Marrella*** *(x5), exposed from the underside, showing the spines curving back from the head, the antennae (a), a second long appendage (b), and the many pairs of limbs on the trunk. At the back, a dark patch is visible on the rock; a stain caused by decay products leaking out of the body into the surrounding sediment.*

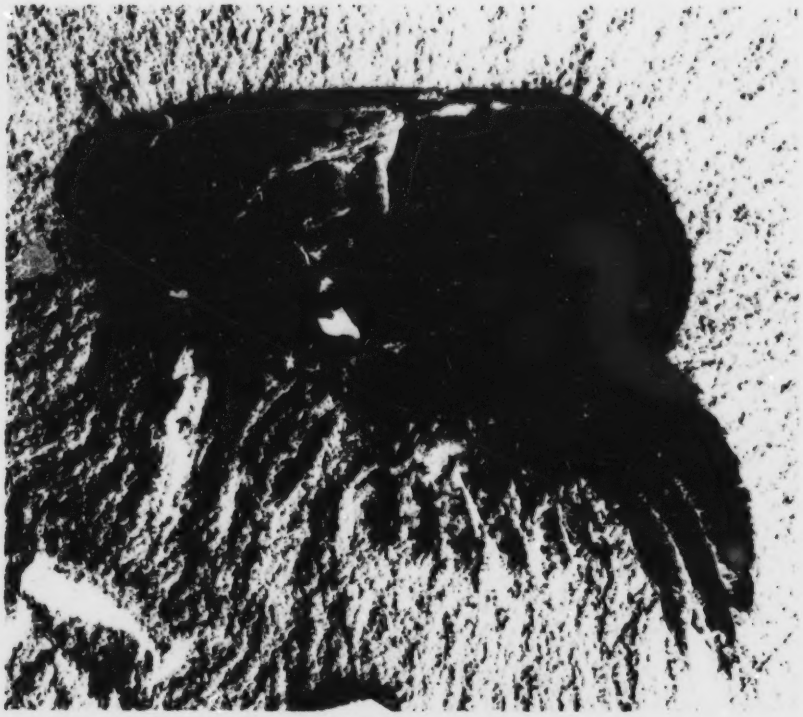

Figure 8. Canadaspis (x2.9). The trunk and tail project from between the two valves of the shell, and parts of the limbs project below the shell. The narrow, raised strip along the trunk is the detritus-filled gut.

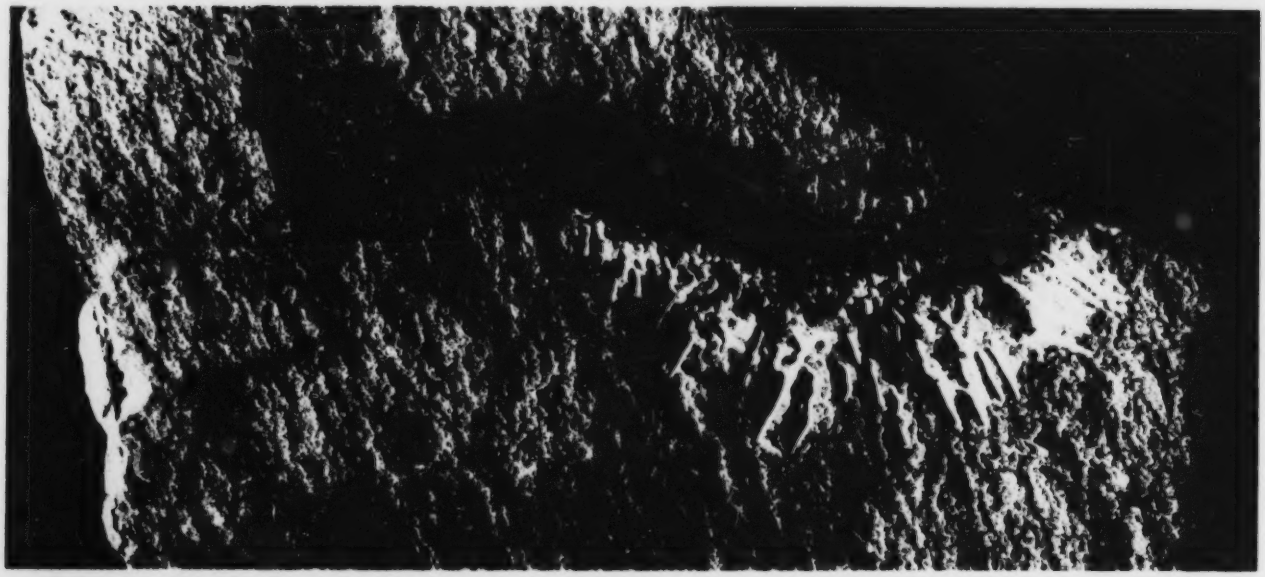

Figure 9. Yohoia (x5.7). At the front (right side) are the bent 'arms', with four 'fingers' at the tip, used to pick up food particles. The oval tail portion is broken.

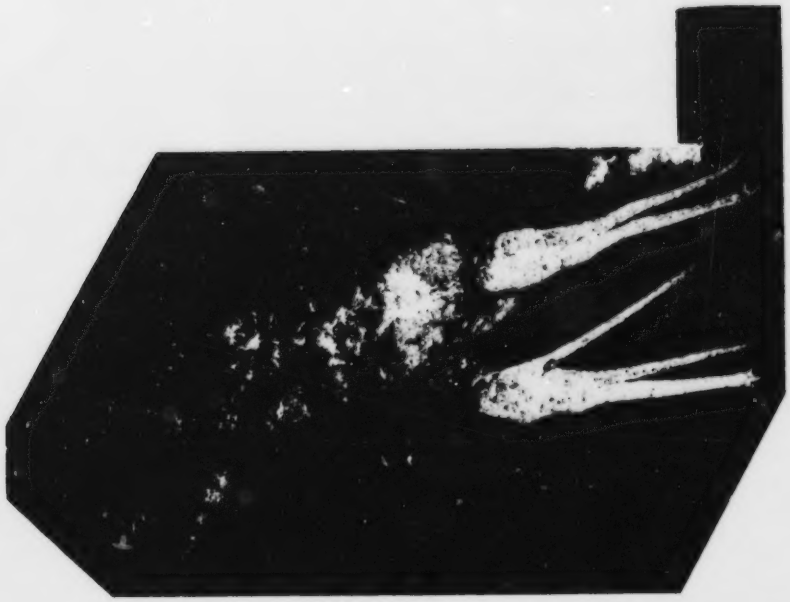

Figure 10. ***Leanchoilia*** *(x1.6). The head and a few trunk segments, showing the pair of large, branched limbs on the head. The branches had a long, annulated extension like the one at the top right. At the bottom left are the flaps with filaments, used by the animal when swimming.*

Figure 11. ***Sidneyia*** *(x1.5), showing the entire body. A patch (g) at the back has broken away to reveal fragments in the gut. Recognizable pieces of trilobites and hyolithids have been seen inside other specimens, showing that* ***Sidneyia*** *preyed on these and other animals with hard shells.*

Figure 12. Molaria (x6.0). *The entire animal is visible, with its long tail spine, and some of the limbs projecting in front of and on the left of the head.*

Figure 13. Burgessia (x4.4), *showing the circular carapace, some of the walking limbs behind it, and the long posterior spine.*

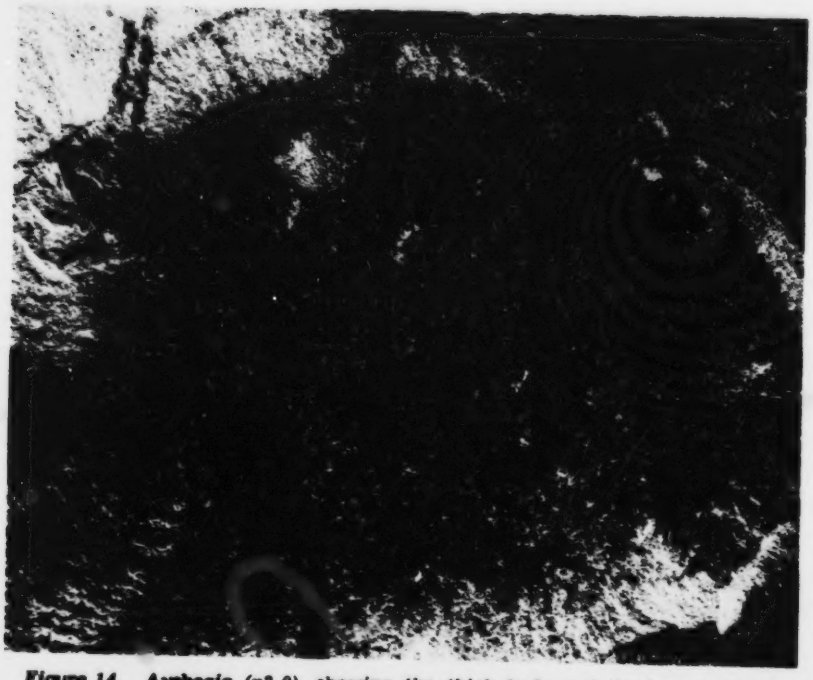

Figure 14. Ayaheala (x3.0), showing the thick body and the legs, both of which are annulated; claws are present at the tips of the legs.

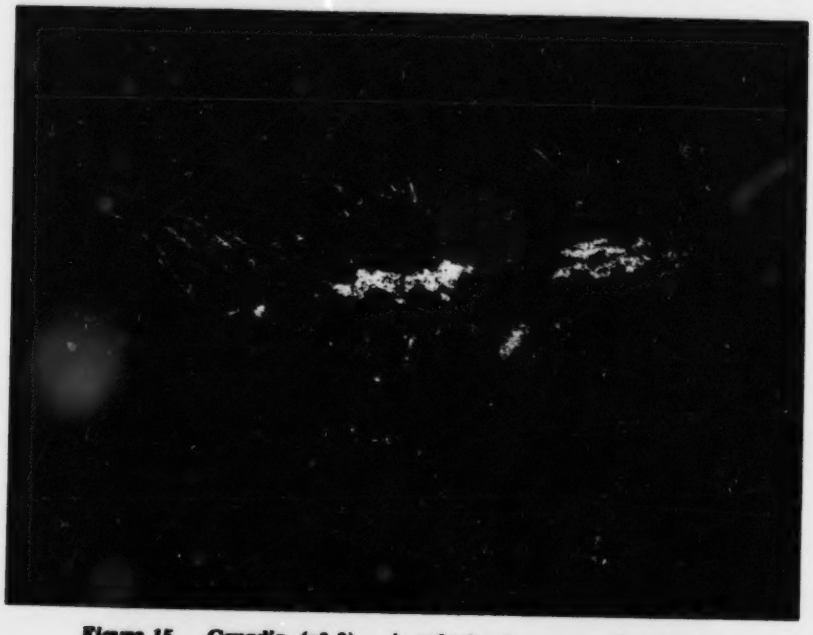

Figure 15. Canadia (x3.2). A polychaete worm, showing its prominent bundles of chaetae, and an anterior pair of small tentacles.

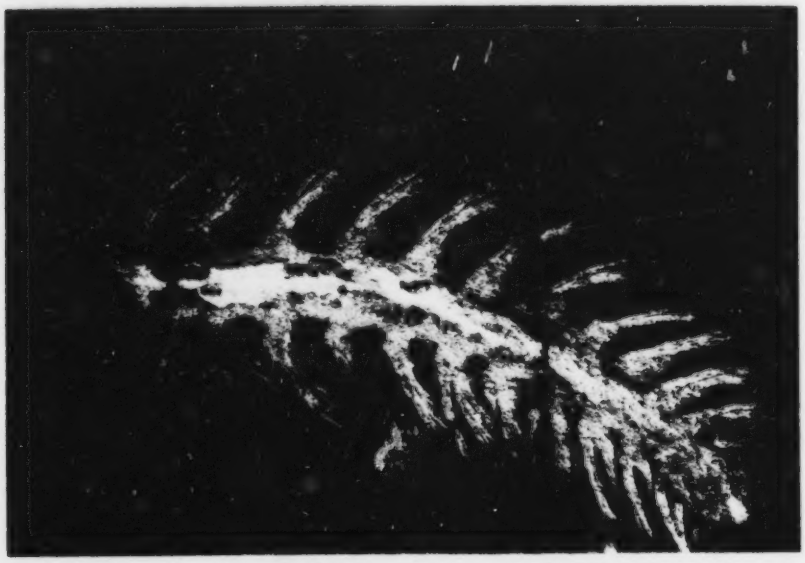

Figure 16. ***Burgessochaeta*** *(x3.7), a polychaete worm with bundles of identical chaetae on either side of each segment.*

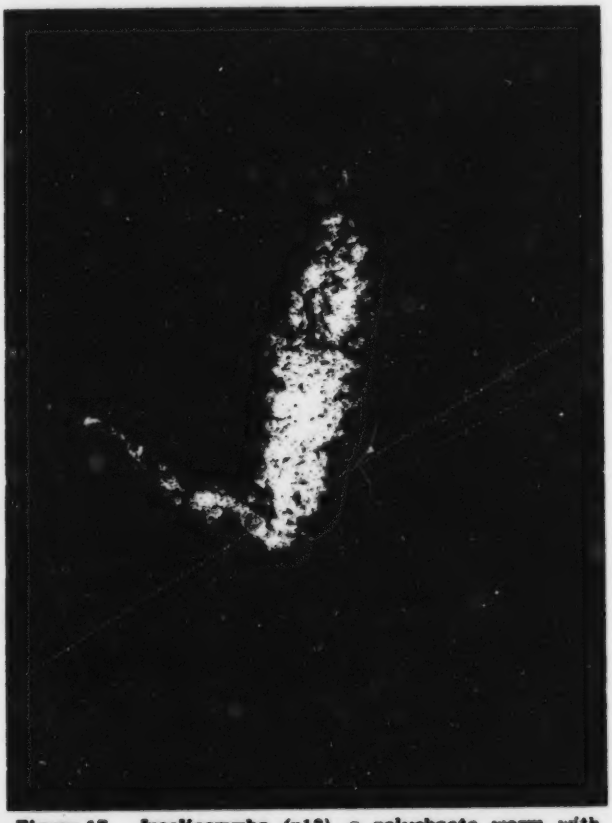

Figure 17. ***Insolicorypha*** *(x12), a polychaete worm with enormous bundles of chaetae that were evidently used in swimming.*

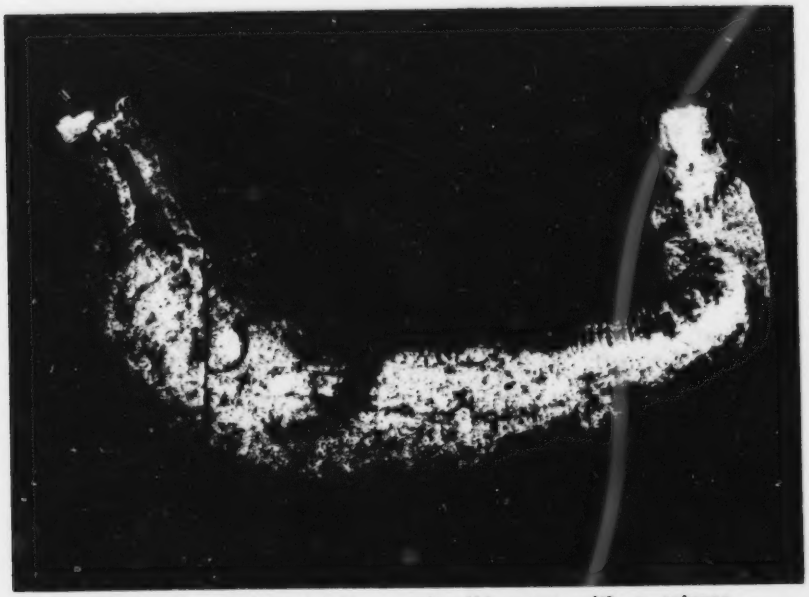

Figure 18. *Ottoia (x1.5), a priapulid worm with a spinose anterior as well as a set of hooks at the posterior end of the trunk.*

wrote at once to him pointing out how much *Aysheaia* resembled the living *Peripatus*. The latter is one of a small group of southern hemisphere land animals known as onychophores, which live amid rotting vegetation and prey on insects of various kinds. *Aysheaia* was a marine animal, and in detail shows various differences from onychophores, but it is the kind of ancestor that could have given rise to myriapods and insects. In the reconstruction of the original fauna illustrated in Figure 32, *Aysheaia* is shown as crawling on a sponge, and possibly it fed on the soft parts of sponges. This suggestion is put forward because fossils of sponges are associated with *Aysheaia*.

Polychaete worms

Soft-bodied worms account for about 12 per cent of the genera in the fauna, and one important group comprises the polychaete worms. The polychaetes have living relatives such as the rag-worm, which is common on many shorelines. These worms have segmented bodies that bear stout bristles (or chaetae) composed of the resistant organic material chitin. These chaetae are especially prominent on the Burgess Shale polychaetes, and are most prominent on *Canadia* (Fig. 15). This worm had a head bearing two elongate tentacles. It also had a stout body, the dorsal surface of which was almost entirely obscured by broad, flattened chaetae that formed an imbricate array. Arising at regular intervals from a more ventral region of the body were broad bundles of chaetae that appear to have been well adapted for propelling the worm through the water. For this reason, *Canadia* is believed to have been a swimmer, cruising above the seabed. Another abundant polychaete is *Burgessochaeta* (Fig. 16), but this worm is believed to have had a mode of life very different to that of *Canadia*, because there is evidence the former lived in the sediment. Its elongate body bore a series of chaetae that together may have helped to move the animal up and down a burrow system, while elongate tentacles at the anterior moved over the sediment in search of food particles (see Figure 32). There are a number of other polychaetes in the Burgess Shale, but one deserves special mention. This is *Insolicorypha* (Fig. 17), which is chiefly remarkable for its large fans of chaetae that were probably used in swimming. It is only known from one specimen, and may have lived well above the seabed, normally clear of the mudflows that were carrying other Burgess Shale animals to their doom.

Priapulid worms

Another group of Burgess Shale worms, the priapulids, is far less well known today although they are abundant locally in modern marine sediments. In the Shale fauna, however, and perhaps originally in many other Cambrian assemblages, priapulids were much more abundant than polychaete worms and show a wide range of forms. Their subsequent eclipse in marine communities may indeed have been because they were displaced ecologically by the polychaete worms. The most abundant of the Burgess Shale priapulids, *Ottoia* (Fig. 18), is especially interesting because of the wealth of information that has been gleaned about its anatomy from hundreds of specimens. Externally, the spinose anterior was armed with spines to grip the sediment in which the worm lived, and with teeth to grasp food. Internally, the alimentary canal is recognizable and, even more remarkable, the remains of food, including the conical shells of hyolithids and a few brachiopods. *Ottoia* may reasonably be interpreted as a predator, but evidence from one specimen indicates that on occasion this priapulid was cannibalistic, a habit that its modern descendants have not lost. Other identified features of its internal anatomy include the remains of muscle strands; including retractor muscles that were used to withdraw the anterior part of the body while burrowing through the soft sediment. Some features of internal anatomy are more obscure, but there is good evidence of a nerve chord.

Figure 19. *Selkirkia (x5.3), a priapulid worm that inhabited a tube, from which only the spinose anterior projected clear.*

The second most abundant priapulid is *Selkirkia* (Fig. 19), which is distinguished by the fact that it inhabited an elongate tube with only the anterior part of the body projecting. The tube was evidently made of some fairly resistant material, because empty tubes are much more abundant than examples in which the soft parts are preserved. Presumably, in the former, the soft tissues rotted away shortly after the death of the worm and the empty tubes remained as debris on the seafloor. Sometimes, an empty tube was used for attachment by bottom-dwelling creatures such as brachiopods and sponges. Some specimens of the largest of the Burgess Shale priapulids, *Louisella* (Fig. 20), grew in excess of 20 cm in length. While both *Ottoia* and *Selkirkia* have sharp, cuticular hooks at the anterior, in *Louisella* the equivalent structures appear to have been made of lobes of softer tissue. The body was flattened in the dorso-ventral plane, and on what was probably the dorsal side, there were two long rows of feathery structures that probably acted as gills. Although no modern priapulid is like *Louisella*, comparisons with various other worms suggest that this priapulid may have lived in a horizontal burrow (see Figure 32). It is believed that undulations of the flattened body drew water along the burrow and over the worm, creating a flow that aerated the gills and removed waste products.

Brachiopods

The brachiopod fossils include representatives of the two major divisions, the inarticulates, which typically have a shell composed of calcium phosphate, and articulates with a calcareous shell. The genera present are typical of the Cambrian, but in some cases show exceptional preservation. For example, the delicate chitinous setae that project around the margins of the shell are preserved in a number of specimens (Fig. 21). Examples of one type of animal living attached to another (an epizoan relationship) are rather uncommon in the Cambrian, but this example from the Shale shows brachiopods attached to the spicules of the sponge *Pirania*. Presumably, in this relatively elevated location, a centimetre or so above the seafloor, the brachiopods were able to benefit from the feeding currents set up by the sponge and obtain food that would have been unobtainable had they been resting directly on the seafloor.

Echinoderms

Echinoderm fossils are locally abundant in some Cambrian rocks, and several varieties occur in the Shale, although none is particularly abundant. Forms that occur with some frequency in many other Cambrian rocks include eocrinoids and edrioasteroids. Typically, the former group of echinoderms have a more or less globular body with elongate feeding arms, the whole supported well above the seabed on an elongate stalk. Edrioasteroids, on the other hand, were bun-shaped echinoderms that rested on the seafloor. Another echinoderm, known as *Echmatocrinus* (see Figure 32), is unique to the Shale and immediately adjacent localities. This echinoderm is of special importance as it appears to represent the earliest known of the crinoids (sea lilies), a group that subsequently came to dominate many Paleozoic and Mesozoic seabeds. In most fossil crinoids, the vital organs of the body, such as the gut and reproductive organs, were supported on an elongate stem that anchored the animal

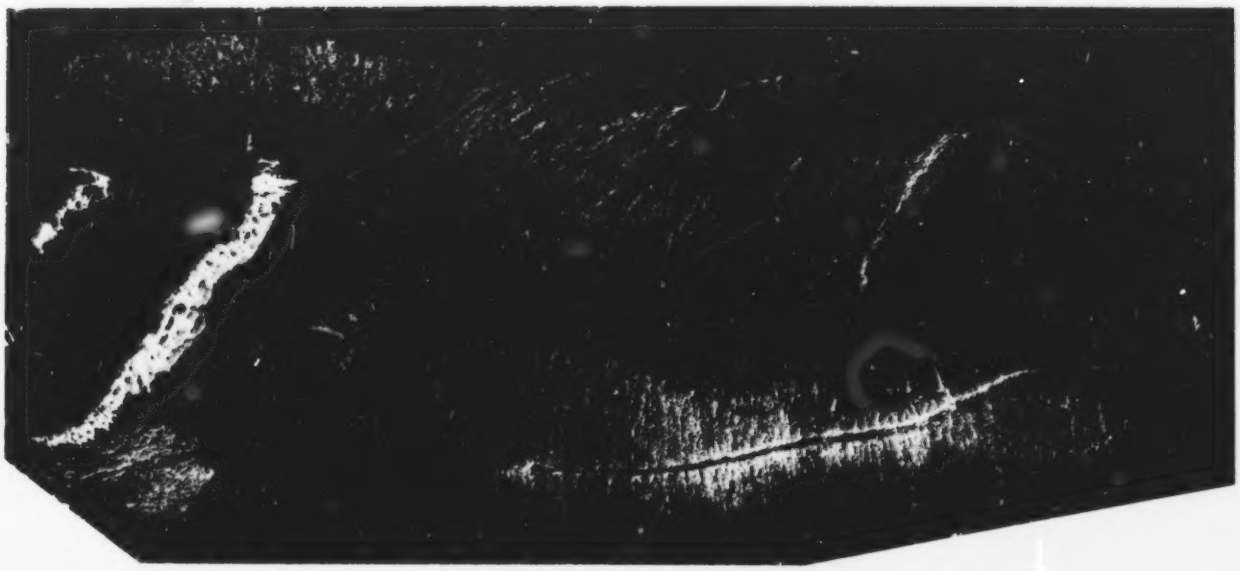

Figure 20. ***Louisella*** *(x1.1), a priapulid worm with two rows of feathery appendages on the trunk that probably functioned as respiratory gills.*

to the seabed. In *Echmatocrinus*, however, the distinction between stem and body is much more poorly demarcated. In most other crinoids the skeleton is made of large plates of calcium carbonate that combine to form a rigid skeleton. In the Burgess Shale crinoid, however, the plates appear to have been very thin and set in a rather flexible body. *Echmatocrinus* and its relatives may have been a common component of some Cambrian seabeds, but it was only under the exceptional conditions controlling Burgess Shale deposition that their fossilization was assured.

Molluscs

Fossil molluscs are common in many Cambrian rocks; particularly the conical shells of the primitive group known as the monoplacophorans. Although poorly known today, because they live mostly in deep water, monoplacophorans are of enormous evolutionary interest because they are believed to be directly or indirectly ancestral to most of the other mollusc groups, such as gastropods and bivalves. One monoplacophoran (*Scenella*) is very abundant in the Burgess Shale (see Figure 32), but, unfortunately, no associated soft parts have been recognized.

Hyolithids

Although some paleontologists regard the hyolithids as molluscs, most regard them as a separate phylum. As in many Cambrian assemblages, hyolithids are abundant in the Burgess Shale. Some specimens are preserved with the lid-like operculum and curved struts (helens) in place (Fig. 22). As the operculum and helens normally drifted away from the rest of the shell almost immediately after death, these articulated specimens must have been buried alive by the mudflows. As was noted above, hyolithids evidently provided part of the diet of some priapulid worms and arthropods.

Cnidarians or coelenterates

This phylum, which includes such groups as the sea anemones, scyphozoan jellyfish and corals, is apparently represented in the Shale by a large, anemone-like creature with a large, sac-like body, but without discernible tentacles. Curiously, no jellyfish have been recognized, although examples have been documented elsewhere in the Cambrian.

Chordates

The absence of fossil fish from the Burgess Shale is scarcely surprising, and it is only recently that what appear to be isolated fish scales have been found in Upper Cambrian rocks. However, it seems very likely that the ancestors of these fish might be found in the Middle Cambrian or even earlier. The discovery of the primitive chordate *Pikaia* (Fig. 23) in the Burgess Shale is thus of extraordinary interest, not only because it may tell us more about the

Figure 21. ***Micromitra*** *(x4.0), the subcircular shells of this brachiopod attached, as they were in life, to the sponge* ***Pirania****. Spicules of the sponge project from beneath the brachiopods, and the long, slim setae may be seen outside the margins of the brachiopod shells on the left and at the bottom of the picture.*

Figure 22. ***Hyolithes*** *(x6.0). The shell is conical with a lid (at the top of the picture); between lid and shell the struts (helens), which propped it in place on the sea bottom, curve out and back.*

Figure 23. ***Pikaia*** *(x3.6), a primitive chordate. The prominent reflective bar on the upper side of the animal appears to represent the notochord, one of the key characteristics of this phylum. The specimen above the chordate is an example of the arthropod* ***Burgessia.***

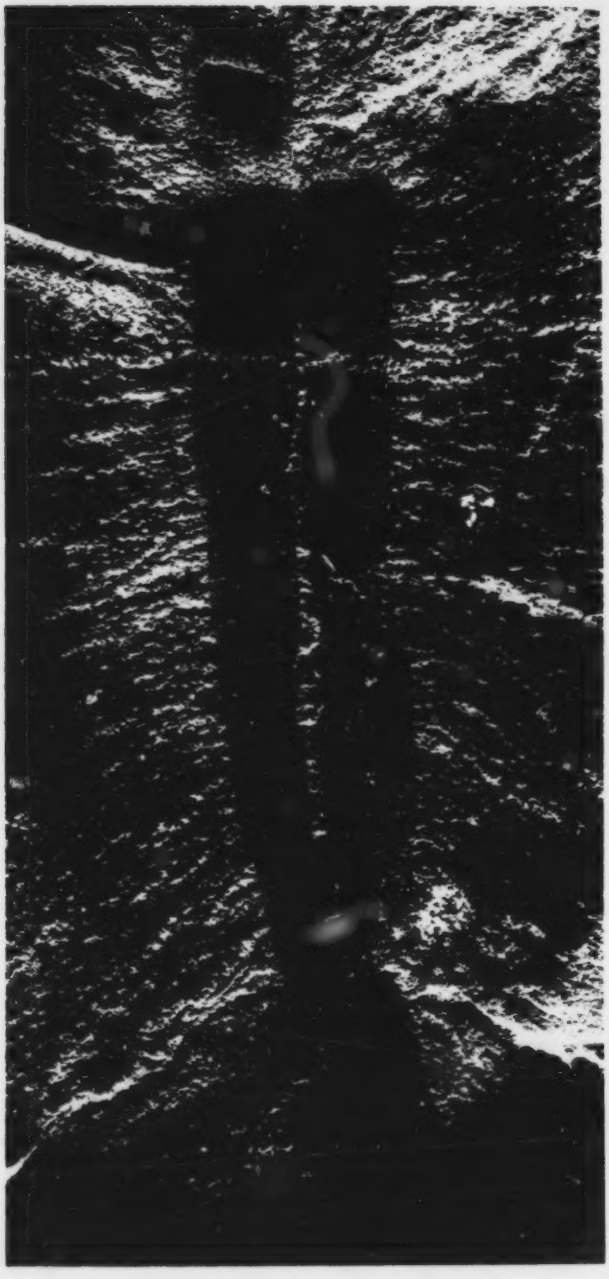

Figure 24. ***Vauxia*** *(x2.5), a branching sponge, showing the complex network of the internal skeleton.*

Figure 25. ***Eiffelia*** *(x5.2), a globular sponge attached to an empty tube of the priapulid* ***Selkirkia*** *(Fig. 19), which presumably offered a convenient hard surface for anchorage.*

ancestry of fish, but because (by complex evolutionary routes) animals like *Pikaia* are thus ancestral to the amphibians, reptiles and mammals, including Man. *Pikaia* itself was a worm-like organism with a dorsal stiffening rod (the notochord, a precursor of the vertebral column) and segments arranged in a zig-zag pattern; both features also being characteristic of fish.

Sponges

Sponges are the second most varied group of fossils that occur in the Burgess Shale, and were the dominant animals attached to the seafloor. The most common of these is the branching form of *Vauxia* (Fig. 24), each branch showing a complicated network of strands. These strands appear to have been composed of spongin, the tough, flexible organic material that forms the skeleton of the present-day commercial sponge. Sponges of the past, like those living today, were conical, cylindrical, vasiform or globular in shape, and may, like *Vauxia*, have been branched. Passages through the walls were lined with cells that had minute, whip-like processes; the movement of these processes drew water through the walls and forced it out through a central cavity and opening. Minute food particles were captured from the water as it passed through the walls. The internal skeleton supported the walls, and may have been composed of spongin, or a framework of spicules made of calcium carbonate or opaline silica. Examples of sponges that had a skeleton of the latter type are *Pirania* (Fig. 21), *Eiffelia* (Fig. 25), and *Choia* (see Figure 32). Above its base *Pirania* had a central hollow stem, to which bunches of spicules were attached. *Eiffelia* had a globular shape and, like *Pirania*, sometimes attached itself to the tubes of *Selkirkia* (Fig. 19). *Choia* was also globular, but had long spicules projecting radially from it, which propped it in position on the seafloor.

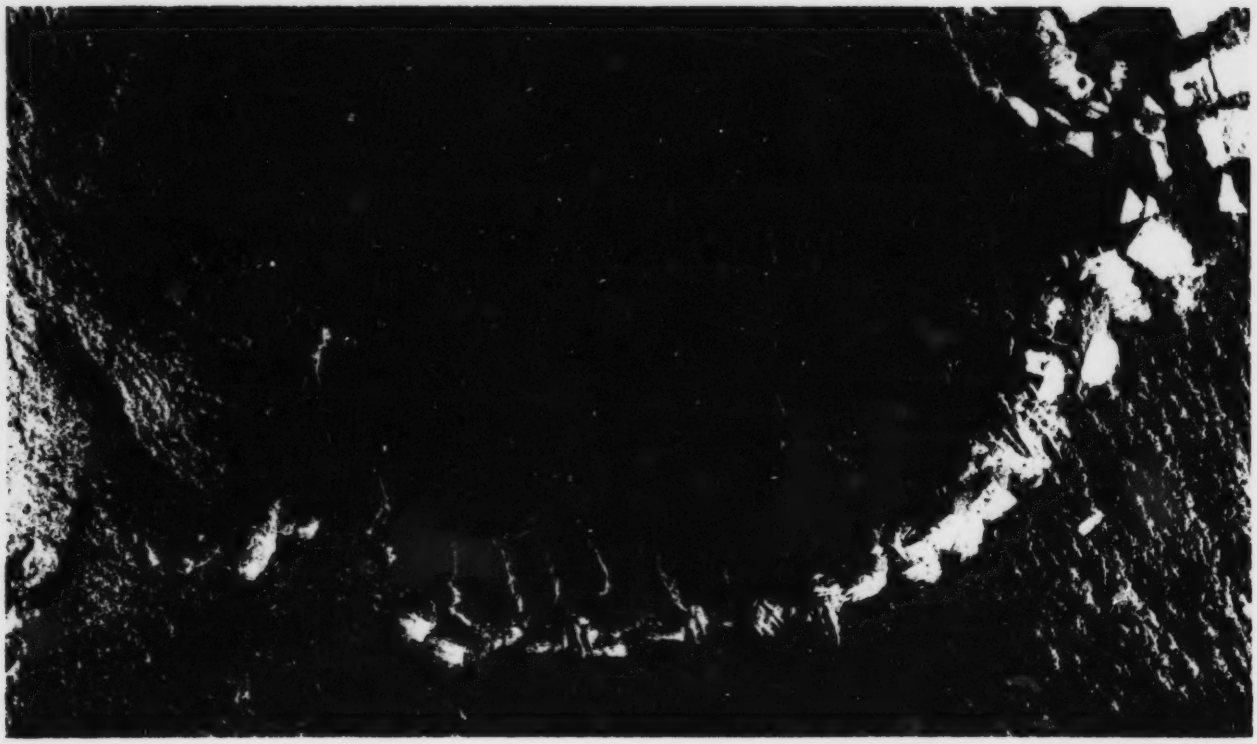

Figure 26. Opabinia *(x2.5). Long flaps hang down below the segmented body, and parts of the fins project upward at the back. On the top of the head region, three of the five eyes are visible, and the process, with its spines at the tip, curving up from the front of the head.*

Miscellaneous animals

All the animals described so far can be placed in known major groups or phyla, each according to its distinctive bodyplan. Although the various species in the Burgess Shale that can be placed in a particular phylum may be very different from their descendants alive today, there is usually no difficulty in recognizing the underlying bodyplan. There are, however, quite a large number of species with such a unique anatomy that it seems impossible to place them in any known phylum.

The unique animal *Opabinia* (Fig. 26) had a segmented body, each segment bearing a lateral flap, on the outside of which was a laminar gill. *Opabinia* could swim over the sea bottom using the flaps, and on its head it had a cluster of five compound eyes and a median, flexible process with grasping spines at the tip. Fins at the back stabilized and guided the animal as it cruised in search of food, seized it with the grasping spines, and brought it to the mouth located at the back of the head. It had no jaws or other mechanism for squeezing or grinding food, and may, therefore, have fed on small, soft-bodied animals or fragments of organic detritus.

One of the earliest descriptions of a soft-bodied animal from western Canada was made in 1892 (long before Walcott discovered the Burgess Shale), based on a spiny, jointed limb (Fig. 27). It had never been found attached to a body, and was thought to be either the trunk and tail of a *Canadaspis*-like animal, or one of a pair of limbs from the trunk segments of some otherwise unknown arthropod. On the basis of the limb, the animal was named *Anomalocaris*. It was a great surprise to find, when studying a single specimen obtained by the Geological Survey of Canada field party, a pair of the same limbs attached to the front of the animal (Fig. 28a, b). The head of the specimen is elongated, and has a pair of large, compound eyes. There are a series of flaps, graduated in size, overlapping along the sides of the body; undulations of these flaps enabled the animal to swim (see Figure 32, No. 24). On the underside of the head, at the front, a circle of toothed plates surround the mouth, a quite formidable jaw structure. An isolated specimen of this circlet of plates, stiffened but not mineralized, was found by Walcott, and has long been thought, because of its four-fold symmetry, to be the flattened impression of a jellyfish, but now it is known to be part of the animal *Anomalocaris*, the name originally given to the isolated limb. The diameter of the jaw plates, and length of the front pair of limbs, show that *Anomalocaris*

***Figure 27. Anomalocaris** (x1.1). An isolated, segmented limb, showing the spines on the inner side and at the tip.*

reached a length of at least half a metre, and thus was the largest known Cambrian animal. It must have been a predator, preying on other Burgess Shale animals, probably even on the trilobites with their mineralized exoskeletons.

The animal *Wiwaxia* (Fig. 29) is interesting because, although it cannot be placed in a known phylum, it does have certain similarities to the molluscs, which may mean that at some very remote stage they shared a common ancestor. *Wiwaxia* was very largely covered with scales, while on either side of the upper surface of the limbs an elongate row of spines arose. The arrangement of the spines strongly suggests that they were designed to deter attack and, indeed, in some cases a spine snapped off, suggesting it successfully thwarted unwelcome attention by a predator. An unusual feature of *Wiwaxia* is the way in which the size of the scales and spines matched the growth of the animal. For various reasons, it is clear that, once a scale (or spine) had been formed, it could not have increased in size as the animal continued to grow. In principle, *Wiwaxia* could have inserted new sets of scales between the older rows, so as to keep itself well encased in a protective layer, but what appears to have happened is that the scales were moulted at regular intervals and reformed at a larger size in order to match continuing growth. Moulting, that is the shedding of an external skeleton, is characteristic of groups such as arthropods. *Wiwaxia*, however, has no other similarities to the arthropods and so this method of size increase must have evolved independently. This animal probably moved across the seafloor on a muscular foot-like structure, scraping up organic particles and debris with a feeding apparatus.

Wiwaxia also is especially interesting to paleontologists for scientific reasons that extend far beyond the Burgess Shale. This is because scales belonging to related animals have been found in a wide variety of Lower Cambrian rocks. These scales occur scattered and isolated, with no evidence of other body parts, because at no other locality have exceptional conditions of preservation been discovered like those responsible for the fossilization of the Burgess Shale fauna. However, by using the complete specimens of *Wiwaxia* from the Burgess Shale, we can reconstruct the likely appearance of their Lower Cambrian relatives, and thereby document a particularly obscure part of early animal evolution.

Another unusual creature was *Dinomischus* (Fig. 30), the body of which was supported above the seafloor by an elongate stalk that was anchored in the muds of the seafloor by a bulbous holdfast. *Dinomischus* probably captured minute particles of food suspended in the seawater with the aid of plate-like structures that encircled the top of its body. Quite a number of unrelated groups of animals have anatomies that are arranged so as to keep a cup-like body with attached feeding organs well clear of the seabed on a long stem, but in no case is it possible to demonstrate a convincing relationship between these groups and *Dinomischus*.

There are a number of other miscellaneous animals in the Burgess Shale, but surely the most peculiar of all is the aptly named *Hallucigenia* (Fig. 31). This bizarre creature consisted of an elongate trunk supported by seven pairs of unjointed spines. On the opposite side of the trunk a row of seven tentacles arose, while behind them there was a cluster of small tentacles. Each of the larger tentacles ended in a bifid, snapper-like structure, and may have been used to grasp food. At the anterior end the trunk may have expanded into a head-like structure, while posteriorly the trunk bent, first upward and then forward. *Hallucigenia* is so peculiar that it is difficult to know what to compare it with; it might even be part of a larger animal that broke up before fossilization. However, a unique specimen appears to show many individuals of *Hallucigenia* clustered on and around a decaying corpse, perhaps this strange animal was a scavenger that moved across the seabed on its sharp spines.

Several other Burgess Shale animals are no easier to classify in known phyla, and also are included in the category Miscellanea. Nearly all of these peculiar animals are only found in the Burgess Shale, and are only available to paleontologists because of the unusual conditions of preservation. As with other components of the Burgess Shale

Figure 28a. Anomalocaris.

An incomplete specimen (x1.1) of the whole animal, showing the right limb, and a portion of the left limb, in place. The lobes overlap along the sides of the tapering body, the tip of which is broken off.

Figure 28b. Anomalocaris.

An enlargement (x1.7) of the front portion of the same specimen, photographed submersed in water, to show the limbs.

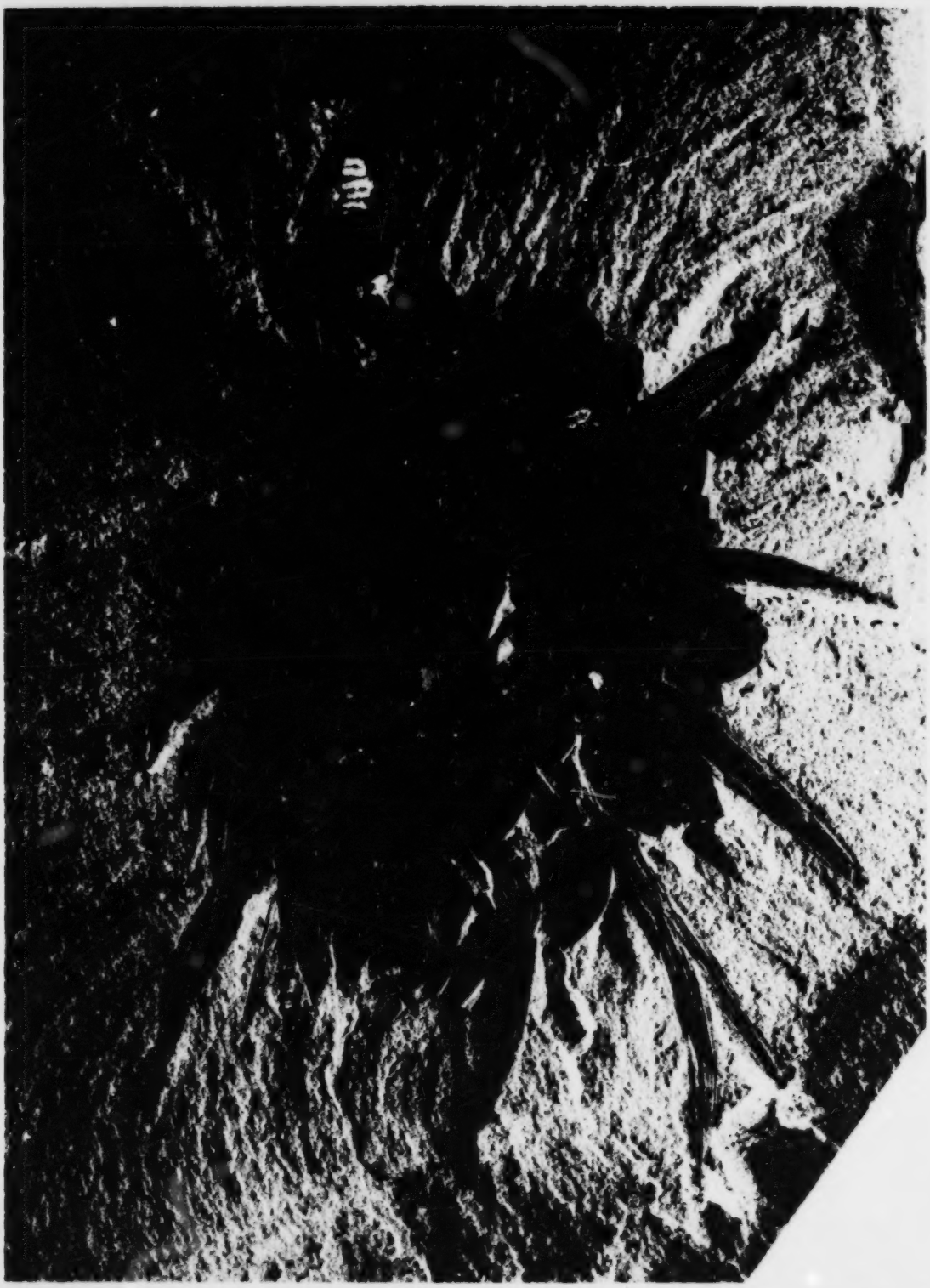

Figure 29. ***Wiwaxia*** *(x3.8). A view of the dorsal surface, which was covered with scales and also bore a row of spines along each edge; these spines evidently helped to deter attacks by predators.*

Figure 30. ***Dinomischus*** *(x9.3), a cup-shaped body with an elongate stem that kept the animal clear of the seabed. The pointed structures on the upper part of the cup may have been used in feeding.*

Figure 31. ***Hallucigenia*** *(x13.0). This bizarre creature supported its trunk on seven pairs of stilt-like spines. The tentacles that arose from the dorsal surface of the trunk are also visible.*

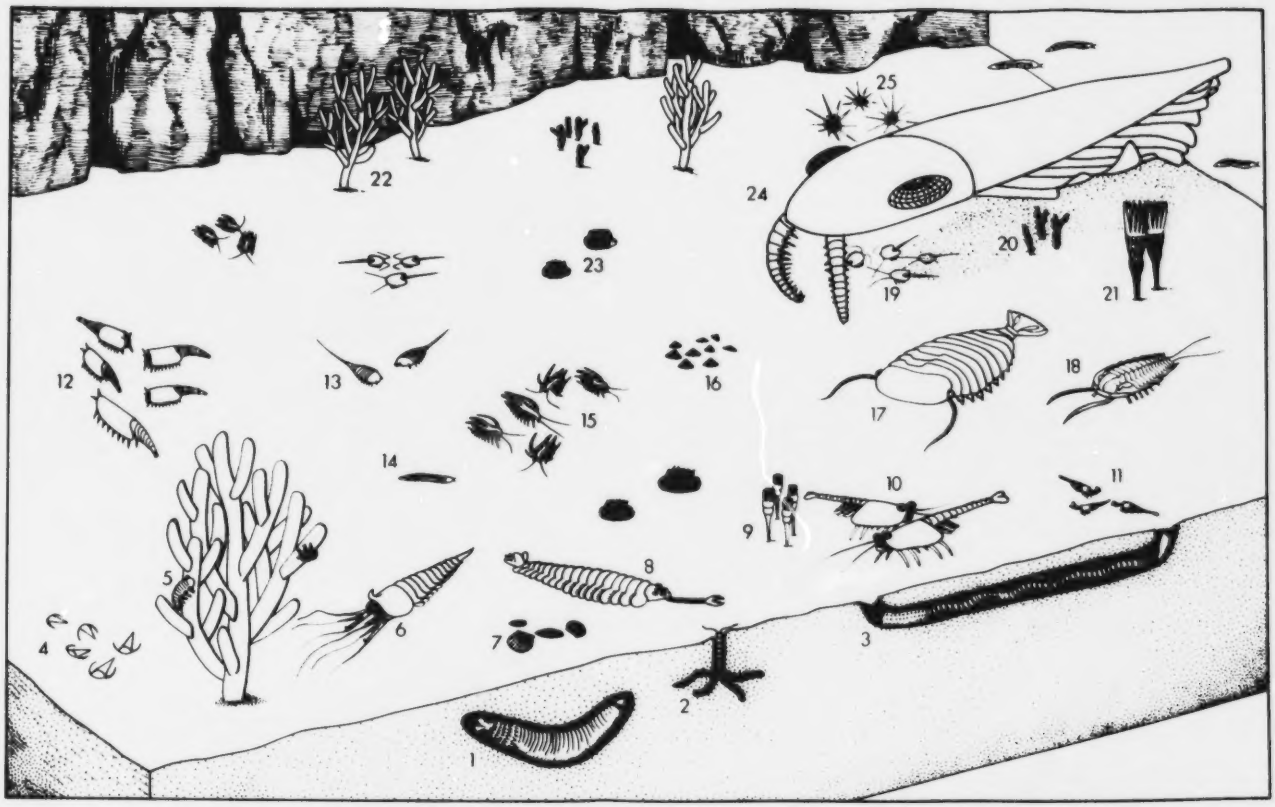

Figure 32. *Restoration of some of the Burgess Shale species living on, above, and in the muddy sediments being deposited at the foot of the submarine cliff (in background). The animals have been numbered from left to right in successive rows across the drawing, beginning with the vertical section in the foreground. The animals shown comprise: branching and globular sponges (***Vauxia****, 22,* ***Choia****, 25,* ***Pirania****, 20); the articulate brachiopod* ***Nisusia*** *(7); the monoplacophoran mollusc* ***Scenella*** *(16);* ***Hyolithes*** *(4); two priapulid (****Ottoia****, 1,* ***Louisella****, 3) and one polychaete (****Burgessochaeta****, 2) worms; various arthropods, [the trilobite* ***Olenoides****, 18; the non-trilobites* ***Sidneyia****, 17,* ***Leanchoilia****, 6,* ***Marrella****, 15,* ***Canadaspis****, 12,* ***Molaria****, 13,* ***Burgessia****, 19,* ***Yohoia****, 11,* ***Waptia****, 10, and* ***Aysheaia****, 5 (crawling on the sponge* ***Vauxia****, 22)]; the echinoderm* ***Echmatocrinus*** *(21); and the chordate* ***Pikaia*** *(14). Miscellaneous animals shown are* ***Opabinia*** *(8),* ***Dinomischus*** *(9),* ***Wiwaxia*** *(23), and the giant* ***Anomalocaris*** *(24). The animals are drawn to show their approximate relative size.*

fauna, many of them may have been far more widespread originally, but, in the absence of special preservational conditions, they failed to be fossilized elsewhere. Knowledge of such forms is important because they throw new light on the early evolution of animals. It has long been realized that most and possibly all of the animal phyla evolved during the Cambrian. What has been less widely appreciated is that, in this period of major diversification of the animals, many other bodyplans appeared that failed to survive to the present day.

As information on the many species within the Shale has grown, and we know more clearly where and how the Shale was formed, so it has become possible to visualize the setting in which the animals and plants lived (Fig. 32). One of the major results of recent work has been the realization that all other main ecological groupings, identified in modern marine faunas in terms of life and feeding habits, are recognizable in the fossils of the Shale. It must be stressed, however, that the living positions in our reconstruction in Figure 32 are hypothetical, because transportation of the fauna has not only destroyed any tracks and burrows made by the animals, but has also mingled organisms that formerly were widely separated in their habitat. However, it appears reasonably certain that some creatures lived within the sediment, including those that may have simply lived in burrows (e.g. the polychaete *Burgessochaeta* and the priapulid *Louisella*) and those that may have burrowed more actively (e.g. the priapulid *Ottoia*). Other animals were more or less restricted to the surface of the sediment. They included many of the arthropods (e.g. *Canadaspis*, *Marrella*, *Olenoides*, *Sidneyia*, and *Yohoia*) that walked on the seabed, probably raking the sediment in search of food, and other more bizarre forms such as *Hallucigenia*. Other creatures were anchored to the seafloor, including the various echinoderms, sponges, and the peculiar *Dinomischus*. More rarely, one animal lived on another; for example, the brachiopods attached to sponges. Above the seafloor there were organisms that swam, perhaps only a few centimetres clear of the sediment or, in other cases, much nearer the surface of the sea. Animals that seem to have possessed organs that were suited to swimming included some arthropods (*Leanchoilia*), polychaetes (*Canadia*, *Insolicorypha*), chordates (*Pikaia*), and the enigmatic *Opabinia* and *Anomalocaris*.

Feeding styles also show a wide range of types. Many animals sought minute food particles in the sediment, grubbing up patches of sediment or sweeping its surface. Examples of such deposit feeders include many arthropods (e.g. *Marrella* and *Yohoia*) and polychaete worms (*Burgessochaeta*). Other creatures filtered the seawater to trap food particles suspended in the water. All the sponges, brachiopods and echinoderms in the Shale appear to have been suspension feeders, which, by rising to different heights above the seabed, were able to exploit different levels in the water for food. Perhaps the greatest surprise in terms of feeding habits of the Burgess Shale animals is the number of predators. This information is particularly important because, until recently, it was thought that levels of predation in the Cambrian were low; evidence from the Burgess Shale shows that this was not so. In some cases, a predator can only be identified by the likelihood that a ferocious-appearing feeding apparatus was indeed designed to trap and kill other animals; two such examples are the trilobite *Olenoides* and the bizarre fossil *Anomalocaris*. In other instances, however, the gut contents prove unequivocally that an animal was a predator. Examples of hyolithid and brachiopod remains in the alimentary tract of the arthropod *Sidneyia* and the priapulid worm *Ottoia* have already been mentioned. The example of hyolithids eaten by *Ottoia* is of special significance because, once the shells had passed through the gut, there would have been no direct evidence, such as scratch marks or crushing, that the hyolithids had suffered predation. Many of the hyolithids found scattered over the surfaces in the Shale also may well have passed through the guts of priapulids and other worms.

THE SCIENTIFIC SIGNIFICANCE OF THE BURGESS SHALE

It should be apparent that the Burgess Shale fauna throws a unique light on the biology and ecology of a wide variety of Cambrian animals, many of which are not known in rocks at any other localities. How can we be sure that the Burgess Shale is not just a freak fauna, a sideshow that, however amazing the preservation of the fossils, has little to do with the mainstream of Cambrian evolution? Several arguments suggest that the uniqueness of the Burgess Shale fauna is because of its preservation rather than original faunal composition. To begin with, soft-bodied fossils are known from a variety of other Cambrian rocks, and faunas with especially rich soft-part preservation have been found in the immediate vicinity of the Burgess Shale. Furthermore, even when soft-bodied fossils are not preserved, Cambrian trace fossils hint at the former presence of worms and other creatures. Another important line of evidence is that practically all the Burgess Shale fossils with hard parts, for example trilobites and brachiopods, are widespread in other Cambrian rocks. Indeed, if all the soft-bodied fossils are excluded from consideration, then the impoverished residue of shelly species in the Burgess Shale would provide an assemblage identical to many other Cambrian fauna, and not in any way exceptional or indicative of a peculiar environment.

It appears, therefore, that the Burgess Shale fauna is uniquely typical of the actual Cambrian faunas, whereas assemblages from other rocks are severely biased in favour of those creatures with hard parts. The Burgess Shale thus gives us unusually complete insights into the true diversity of forms actually present, including what appear to be many phyla that have since become extinct. It also provides similar insights into the ecology, especially with regard to feeding habits. Study of the Burgess Shale has emphasized the important role of predators, as well as the varied types of animals feeding on organic particles suspended in the water, or on particles on and in the mud of the sea bottom.

The importance of the Burgess Shale to paleontological and evolutionary studies is difficult to exaggerate. Without it, our knowledge of Cambrian life would be sadly impoverished. It is all the more fitting that this superb fauna should occur in the magnificent setting of Yoho National Park, and that the quarry it came from is justifiably designated as one of Canada's World Heritage Sites.

APPENDIX
(N.C. Ollerenshaw)

GEOLOGICAL TIME SCALE

Age in millions of years	Era	Period	Geological event	Biological event
0.004	CENOZOIC (Recent life)	QUATERNARY		
1			Great Lakes formed	Man appears
1.5–2		TERTIARY		
26				
34				
55			LARAMIDE OROGENY Rocky Mountains formed	First primates
65	MESOZOIC (Middle life)	CRETACEOUS		Age of First mammals — the — First birds dinosaurs
136		JURASSIC		
190–195		TRIASSIC		
225	PALEOZOIC (Ancient life)	PERMIAN	APPALACHIAN OROGENY Appalachian Mountains formed	
280		PENNSYLVANIAN		First reptiles
345		MISSISSIPPIAN		
		DEVONIAN		First insects
395		SILURIAN		
430–440		ORDOVICIAN		First fish
500		CAMBRIAN	BURGESS SHALE DEPOSITED	Invertebrates flourish
570	PRECAMBRIAN — PROTEROZOIC	HADRYNIAN		Very simple organisms
995		HELIKIAN		
		APHEBIAN		
2600	ARCHEAN			

GSC

GLOSSARY

Algae: plants, almost exclusively living in water, and ranging from single-celled forms to large seaweeds.

Anterior: situated toward or at the front or head of an animal.

Arthropod: an invertebrate animal belonging to the phylum Arthropoda, characterized by jointed limbs and segmented bodies; examples are trilobites, crustaceans such as crabs, and spiders.

Articulates: brachiopods (marine shelled animals) belonging to the class Articulata, and having shells consisting of two halves (or valves) joined by "teeth" and sockets along a hinge.

Bifid: divided into two equal parts by a cleft or notch in the middle.

Biota: all the living organisms in an area, including both flora (plants) and fauna (animals).

Bivalved: having a shell divided into two separate parts (or valves).

Brachiopod: a solitary, marine, invertebrate animal with a shell consisting of two parts or valves, and belonging to the phylum Brachiopoda.

Cambrian: the name given to a specific geological unit or division in a sequence of divisions called the "geological time scale" (see Appendix above) and covering the time period from approximately 500 to 570 million years ago, during which a system of sediments or precipitates (since consolidated into rocks) were deposited.

Carapace: a shield covering the head and part or the whole of the body in crustacean arthropods.

Chaeta (or seta): a slender, typically rigid, bristle or hair (plural chaetae/setae).

Chitin: an organic material or compound (amorphous polysaccharide), a common constituent of various invertebrate animal skeletons (trilobites for example).

Chordate: an animal belonging to a grouping (or phylum) of animals with a bony spinal column or notochord.

Cnidaria or Coelenterata: a phylum of multicellular invertebrate animals, such as sea anemones, corals or jellyfish, characterized by having stinging cells and tentacles.

Dorsal: the back or upper surface of an animal.

Dorso-ventral plane: a plane at right angles to the longitudinal axis of an animal, running from the dorsal to the ventral side.

Echinoderms: marine animals such as starfish, sea cucumbers, and crinoids, characterized by radial symmetry and a skeleton formed of plates of calcite with a reticulate structure.

Ecology: the relationships between organisms and their environment, the relationships of organisms to each other, and the study of these relationships.

Escarpment: a long cliff or steep slope separating surfaces at two different levels (elevations).

Exoskeleton: a skeleton that is located on the outside of the soft parts of the body, as a shell or armour.

Fauna: all the animals in an area, or sequence of rocks, or an environment, or living during a given period of time.

Flora: all the plants in an area, or in a sequence of rocks, or an environment, or living during a given period of time.

Formation: a name used by geologists to define a sequence of similar rock strata or beds, ranging in thickness from less than one metre to more than one thousand metres, and commonly prefixed by a geographic name – for example, the Cathedral Formation, named after Cathedral Mountain.

Gastropod: a type of mollusc, typically with a single shell in the form of a spiral; for example a snail.

Genus: a category in the system of classification used by scientists to organize a grouping and hierarchy for plants and animals. A family is divided into genera, a genus is divided into species.

Helen: a strut on a hyolithid shell that forms a long, narrow, curved structure projecting laterally from the junction of the cone (main shell) and the operculum (lid).

Hyolithid: an invertebrate animal, possibly a mollusc, with a tapering shell that is triangular or circular in cross-section; the shell has a lid (operculum).

Inarticulates: brachiopods (marine shelled animals) belonging to the class Inarticulata and having shells consisting of two halves (or valves), held together by muscles only, without hinge "teeth" or sockets.

Invertebrate: an animal belonging to the Invertebrata, a grouping of animals without backbones.

Mollusc: an invertebrate animal belonging to the group designated the phylum Mollusca, which includes gastropods, pelecypods (clams etc.), and cephalopods.

Notochord: a flexible, elastic rod acting as a supporting or stiffening structure in an animal's body, ancestral to and a precursor of a backbone in a vertebrate animal.

Operculum: a lid or cover.

Paleontologist: a scientist who studies life in past geological time through the fossilized remains of animals and/or plants.

Paleoreconstruction: the development of a model of what something or some environment looked like at the time it actually existed in the geological past.

Phyllopod: literally 'leaf-foot', a leaf-shaped appendage of a crustacean arthropod.

Phylum: a category in the classification of animals; a phylum is a section of the animal kingdom and is itself divided into classes; the plural term is phyla.

Priapulid: any of a small group of wormlike marine animals belonging to the class Priapulida, and which commonly have one or two appendages at the tail end; up to several inches in length.

Process: a branch or appendage projecting from the main body.

Reef: a prominent bank or ridge built up above the level of the surrounding seafloor by reef-building organisms such as corals, sponges and bryozoans.

Seta: see chaeta.

Species: the fundamental unit in the hierarchy of classification; a population of individuals, either animal or plant, that can interbreed and produce fertile offspring; there are usually a number of species in a genus.

Trilobite: an extinct marine arthropod with an exoskeleton divided longitudinally into a convex median and paired lateral lobes (three in all); belonging to the class Trilobita; Cambrian to Permian.

Ventral: the lower or abdominal part or surface of an animal, opposite the back or dorsal side.

Commission géologique du Canada
Rapport divers 43

Les fossiles des schistes de Burgess,

un trésor national dans le parc national de Yoho, Colombie-Britannique

S. Conway Morris
H.B. Whittington

1985

©Ministre des Approvisionnements et Services Canada 1985

En vente au Canada par l'entremise de nos
agents libraires agréés et autres librairies
ou par la poste au

Centre d'édition du gouvernement du Canada
Approvisionnements et Services Canada
Ottawa, Canada K1A 0S9

et aussi aux:

Bureaux de la Commission géologique du Canada,
601, rue Booth,
Ottawa, K1A 0E8

3303-33rd Street N.W.,
Calgary (Alberta) T2L 2A7

100 West Pender Street
Vancouver (Colombie-Britannique) V6B 1R8
(surtout C.-B. et Yukon)

Un exemplaire en consignation de la présente publication est également
disponible dans les bibliothèques publiques à travers le Canada.

N° de cataloque M41-8/43F Canada: $5.75
ISBN 0-660-91581-2 Hors Canada: $6.90

Prix sujet à changement sans avis préalable

Photo de couverture

Vue ventrale de Marrella (× 5), montrant les cornes incurvées se prolongeant de la tête vers l'arrière, les antennes (a), un deuxième long appendice (b) et les nombreuses paires d'appendices sur le thorax. À l'arrière, une tache noire visible sur la roche représente les produits de putréfaction qui se sont écoulés du corps dans les sédiments encaissants.

This publication is also available in English

Critiques

J.D. Aitken
B.S. Norford
N.C. Ollerenshaw

Adresse des auteurs

Musée Sedgwick
Département des sciences de la Terre
Université de Cambridge
rue Downing, Cambridge (Angleterre)

Rédacteur scientifique

N.C. Ollerenshaw

Avant-propos

Charles D. Walcott a découvert les schistes de Burgess et les a rendus célèbres; il a reconnu l'importance des fossiles uniques qui s'y trouvaient et a passé les étés de 1909 à 1913 à fouiller soigneusement les schistes et à en extraire les fossiles. Un demi-siècle plus tard, la riche collection de Walcott demeurait pratiquement la seule source d'échantillons disponibles pour l'étude de la faune des schistes de Burgess et on croyait qu'il ne restait plus rien des couches fossilifères. Un grand nombre des méthodes d'extraction et de préparation utilisées par Walcott étaient périmées, de même que les connaissances biologiques sur lesquelles il avait fondé son interprétation de la faune. Il était bien évident qu'il fallait entreprendre une nouvelle étude scientifique de la faune et de la flore des schistes de Burgess et que tout nouveau fossile prélevé conformément aux normes contemporaines serait d'une très grande valeur.

Les géologues de la Commission géologique du Canada ont entrepris des travaux de reconnaissance qui ont révélé l'existence de certaines couches fossilifères susceptibles de fournir de très précieux échantillons. Les hauts fonctionnaires de Parcs Canada ont reconnu l'importance scientifique d'une nouvelle étude et ont accordé la permission de rouvrir la carrière. On a demandé à M. Harry B. Whittington, qui était alors professeur à l'université Harvard, de diriger l'équipe paléobiologique étant donné les vastes connaissances qu'il possédait des groupes fossiles à étudier et les nouvelles techniques photographiques d'illustration avec lesquelles il obtenait d'excellents résultats. La Commission géologique du Canada a fourni le soutien financier et logistique pour les fouilles effectuées en 1966 et 1967, et les scientifiques de la Commission ont étudié la géologie de la région de Burgess Pass afin de reconstituer le milieu dans lequel ce gisement unique s'est accumulé.

Les résultats de ces travaux ont surtout été publiés dans des documents scientifiques très spécialisés. Cette étude spéciale, une contribution de la Commission géologique du Canada au centenaire des parcs nationaux du Canada, a pour but de vulgariser l'histoire des schistes de Burgess ainsi que l'importance de ses fossiles célèbres.

TABLE DES MATIÈRES

1 Introduction
2 Travaux récents et histoire de la formation des schistes
3 La faune et la flore
3 La flore
4 La faune
4 Arthropodes
14 Vers polychètes
15 Vers priapuliens
15 Brachiopodes
20 Échinodermes
20 Mollusques
21 Hyolithes
21 Cnidaires ou coelentérés
21 Chordés
22 Spongiaires
22 Animaux divers
29 L'importance scientifique des schistes de Burgess
30 **Annexe** (N.C. Ollerenshaw)
30 Échelle stratigraphique
31 Glossaire

Illustrations

Figures

3 1. Coupe transversale schématique de la séquence stratigraphique des roches sédimentaires aux alentours de Field, parc national de Yoho.
4 2. Paléoreconstitution de l'escarpement récifal mi-cambrien profondément découpé séparant les zones récifales peu profondes, où s'accumulait du calcaire, du bassin profond où s'accumulaient des limons et des boues (y compris les schistes de Burgess).
5 3. Abondance relative des principaux groupes d'animaux des schistes de Burgess.
5 4. *Marpolia*.
6 5. *Pagetia*.
6 6. *Olenoides*.
7 7. *Marrella*.
8 8. *Canadaspis*.
8 9. *Yohoia*.
9 10. *Leanchoilia*.
9 11. *Sidneyia*.
10 12. *Molaria*.
10 13. *Burgessia*.
11 14. *Aysheaia*.
11 15. *Canadia*.
12 16. *Burgessochaeta*.

12 | 17. *Insolicorypha*.
13 | 18. *Ottoia*.
14 | 19. *Selkirkia*.
15 | 20. *Louisella*.
16 | 21. *Micromitra*.
17 | 22. *Hyolithes*.
18 | 23. *Pikaia*.
19 | 24. *Vauxia*.
20 | 25. *Eiffelia*.
21 | 26. *Opabinia*.
22 | 27. *Anomalocaris*.
23 | 28a. *Anomalocaris*.
23 | 28b. *Anomalocaris*.
24 | 29. *Wiwaxia*.
25 | 30. *Dinomischus*.
26 | 31. *Hallucigenia*.
27 | 32. Reconstitution de certaines des espèces des schistes de Burgess qui vivaient aussi bien à la surface qu'à l'intérieur et au-dessus des sédiments boueux accumulés au pied de l'escarpement sous-marin.

LES FOSSILES DES SCHISTES DE BURGESS, UN TRÉSOR NATIONAL DANS LE PARC NATIONAL DE YOHO, COLOMBIE-BRITANNIQUE

INTRODUCTION

Les magnifiques montagnes du chaînon Main des Rocheuses se situent dans le parc national de Yoho, près de la petite ville de Field en Colombie-Britannique; ces montagnes se composent presque entièrement de roches sédimentaires accumulées au cours de la période cambrienne. Ces roches remontent à la plus haute antiquité; la datation radiométrique[1] indique qu'elles se sont accumulées il y a entre 530 et 560 millions d'années. Bien qu'il n'existe aucun jalon permettant de comprendre ces chiffres, il est bon de noter que la Terre elle-même date d'environ 4 600 millions d'années. En d'autres mots, presque 90 pour cent de l'histoire de la Terre s'était écoulée avant le début du Cambrien.

Un simple examen superficiel des roches aux alentours de Field révèle que celles-ci sont inclinées ou plus ou moins horizontales; on pourrait supposer que les couches horizontales n'ont pas été basculées ni plissées depuis leur mise en place. En réalité, les roches ont été déplacées bien loin de l'endroit où elles se sont accumulées. Ce mouvement a été provoqué par l'orogénèse des Rocheuses qui a entraîné le chevauchement et le transport vers l'est d'énormes tranches de roches qui auparavant étaient situées très loin à l'est de leur position actuelle.

La composition des roches sédimentaires varie énormément. On peut habituellement les reconnaître, même de loin, d'après la couleur produite par les processus d'altération. Par exemple, les roches brun jaunâtre des pentes inférieures et des falaises des montagnes environnantes sont surtout des grès tandis que plus haut, les calcaires se reconnaissent à leur couleur gris bleuâtre et les schistes, à leur couleur brun plus foncé. La plupart des sédiments cambriens de cette région, sinon tous, ont été déposés dans des milieux marins. La présence dans ces roches de brachiopodes et d'échinodermes fossiles, animaux qui aujourd'hui ne se retrouvent jamais en eau douce mais seulement dans les mers, semble indiquer que les roches se sont accumulées dans un milieu marin. On peut donc supposer que les autres fossiles de ces roches sont aussi des organismes marins.

Comme dans la plupart des roches cambriennes de la planète, les trilobites sont les fossiles les plus abondants de ces couches. Les trilobites sont un groupe éteint d'arthropodes (au sens propre, animaux aux membres articulés), parents éloignés des crevettes et des homards actuels, dotés d'une carapace externe (ou exosquelette) renforcée de carbonate de calcium. D'autres sortes de fossiles accompagnent les trilobites. Les brachiopodes sont d'anciens animaux à coquille bivalve, dont certains représentants, nombreux et variés, continuent d'habiter les mers, à diverses profondeurs. Les hyolithes, également abondants dans ces roches, sont des organismes maintenant disparus que caractérise une coquille en cornet fermée par un opercule. Les restes de spongiaires et d'échinodermes (correspondant aux astéries, oursins verts et les crinoïdes des mers actuelles) sont un peu plus rares dans les roches cambriennes; ils se présentent presque toujours sous forme de plaques et de spicules épars puisque les tissus mous qui les liaient autrefois ont rapidement pourri après la mort de l'organisme. En effet, ces groupes ont été conservés sous forme de fossiles pour la seule raison qu'ils possédaient un squelette dur qui a résisté à la putréfaction. Du fait que les parties molles de ces organismes se décomposaient rapidement après la mort, les paléontologues sont normalement contraints à deviner leur forme.

Normalement, seules les parties dures des fossiles sont conservées, y compris les coquilles de bivalves et de gastéropodes, les exosquelettes de trilobites et les plaques d'échinodermes, toutes composées de carbonate de calcium. Toutefois, l'examen de l'ensemble des organismes benthiques et fouisseurs des mers d'aujourd'hui révèle qu'en plus des nombreuses espèces d'animaux à parties dures (notamment les escargots et les praires du groupe des Mollusques), il existe autant sinon plus d'organismes dont le corps mou ou le squelette délicat empêche pratiquement toute conservation. Bien que l'on sache que la nature des organismes marins a beaucoup changé depuis le Cambrien, il n'y a aucune raison de croire que les animaux à corps mou étaient moins répandus dans les anciennes mers que dans les mers d'aujourd'hui. En fait, l'inverse pourrait bien être vrai. Habituellement, les paléontologues doivent se contenter des débris squelettiques fournis par les archives paléontologiques; seuls les tubes et les traces (empreintes fossiles) laissés par des organismes à corps mou ambulatoires (rampants) et fouisseurs font allusion à la diversité de ces créatures. Toutefois, pour des raisons qui ne sont pas bien connues, les processus de putréfaction qui entraînent normalement la destruction des corps mous et des squelettes délicats sont parfois arrêtés ou évités. Ces exemples de la conservation des parties molles dans les archives paléontologiques sont indispensables pour les paléontologues puisqu'ils fournissent une gamme de détails sur la diversité originelle de la vie. Bien sûr, les archives paléontologiques renferment un certain nombre de ces faunes à corps mou mais sans aucun doute, nulle ne surpasse l'extraordinaire exemple trouvé dans le parc national de Yoho. Cette faune est très importante puisqu'elle représente un échantillon de la vie marine au début de l'histoire des animaux pluricellulaires, quelques dizaines de millions d'années à peine

[1]La datation radiométrique est fondée sur le rythme de désintégration des éléments radioactifs contenus dans les minéraux lithogènes.

[2]Cambridge Earth Science Publication 608.

avant l'évolution des plus anciens animaux à parties dures susceptibles d'être conservées. La faune et la flore des schistes de Burgess se manifestent dans deux horizons mis à nu dans de petites carrières sur le flanc ouest de la crête (crête Fossil) entre le mont Field et le mont Wapta, à environ 4,8 kilomètres au nord de Field.

Les fossiles de ces carrières sont irremplaçables, et les roches qui les contiennent pourraient fournir d'autres indices sur l'origine de ces gisements uniques. Il faut donc **obtenir un permis pour y accéder** en s'adressant à l'administration du parc de Yoho, à Field. Le visiteur responsable signalera tout acte de vol ou de vandalisme au gardien du parc. **Ceux qui tentent de prélever des fossiles ou des roches du parc s'exposent à des poursuites.**

Les couches fossilifères des schistes de Burgess semblent avoir été découvertes en grande partie par hasard, l'histoire de cette découverte faisant maintenant partie du folklore de la paléontologie. Par une journée d'automne en 1909, Charles D. Walcott, éminent paléontologue et Secrétaire de la *Smithsonian Institution* de Washington, D.C., aux États-Unis, et les membres de son expédition géologique suivaient une piste traversant le côté ouest de la crête Fossil. Un bloc rocheux, qui s'était immobilisé sur la piste au cours d'un éboulis récent, gênait le passage des chevaux et M. Walcott a mis pied à terre pour le déplacer lorsqu'il a aperçu des fossiles d'organismes à corps mou. Il a dû reconnaître l'importance de sa découverte mais ce n'est qu'à son retour sur les lieux l'année suivante, lorsqu'il a découvert la couche intacte d'où était tombé le bloc, qu'il s'est vraiment rendu compte du trésor qu'il avait découvert. Au cours des cinq saisons de fouilles qui suivirent, M. Walcott a recueilli, de la couche qu'il a nommée «couche à Phyllopodes», des dizaines de milliers de fossiles merveilleusement bien conservés: arthropodes à squelette fragile, vers à corps mou, éponges, algues et une vaste gamme de groupes plus curieux, ainsi que des animaux caractéristiques du Cambrien tels les trilobites, les brachiopodes, les mollusques et les échinodermes, les parties molles de certains de ces organismes ayant été conservées. Ces échantillons ont été expédiés à la *Smithsonian Institution* où les chercheurs peuvent encore les examiner. M. Walcott a décrit un grand nombre de ces organismes mais ses descriptions n'étaient que provisoires; manifestement, il restait encore beaucoup à apprendre sur la faune et la flore des schistes de Burgess et sur l'origine des organismes par rapport au milieu.

TRAVAUX RÉCENTS ET HISTOIRE DE LA FORMATION DES SCHISTES

En 1966, Parcs Canada et les autorités du parc national de Yoho ont accordé à la Commission géologique du Canada la permission de rouvrir les carrières des schistes de Burgess. Un très grand nombre de nouveaux spécimens ont été recueillis en 1966 et en 1967 et ces échantillons, de même que les fossiles recueillis par M. Walcott, ont donné l'élan à une nouvelle description systématique de tous les fossiles. Les études détaillées de la géologie de la région entreprises après la découverte de Walcott par MM. Charles Ney, D.G. Cook, W.H. Fritz, J.D. Aitken et I.A. McIlreath ont donné une assez bonne idée de l'endroit où ces fossiles se sont accumulés. Les schistes de Burgess font partie d'une séquence sédimentaire de limons et de boues (fig. 1) qui se sont accumulés en eau relativement profonde à côté d'une énorme structure en forme de récif qui, à l'origine, se composait de calcaire (carbonate de calcium) peut-être produit par les algues marines. Le calcaire a été chimiquement transformé en dolomie depuis son accumulation. À l'origine, le rebord de ce récif formait un escarpement sous-marin vertical d'une longueur de plusieurs kilomètres, dont la surface supérieure et le bord se trouvaient dans des eaux ensoleillées peu profondes; la paroi de l'escarpement plongeait dans l'obscurité à plusieurs centaines de mètres de profondeur (fig. 2). La cartographie et la reconstitution soignées de ce récif, maintenant disséqué par l'érosion et par la formation de failles, ont permis de découvrir que l'escarpement récifal exerçait un certain contrôle sur la répartition des organismes vivant à la surface ou à l'intérieur des boues des eaux profondes contiguës. En plus de la faune des schistes de Burgess, d'autres faunes prolifiques, particulièrement riches en trilobites, ont existé à côté du récif. Les mieux connues sont conservées dans les vastes couches fossilifères (schistes à *Ogygopsis*) qui affleurent sur le flanc nord-ouest du mont Stephen. Il aura toutefois fallu attendre que M. D.H. Collins et ses collègues du *Royal Ontario Museum*, à Toronto, avec la collaboration des autorités du parc, entreprennent la recherche systématique de nouvelles zones de fossiles d'organismes à corps mou pour découvrir, ailleurs le long de l'escarpement du front récifal, une couche équivalente aux schistes de Burgess, si riches en fossiles de corps mou. À ce jour, on a relevé plus d'une douzaine de ces zones sur une distance de 20 kilomètres le long de l'escarpement du front récifal. Toutefois, malgré leur importance, aucune de ces nouvelles découvertes ne peut rivaliser, par rapport à la diversité des formes et le merveilleux état de conservation, avec les fossiles des schistes de Burgess. La faune de ces schistes demeure la source ultime de renseignements sur la vie au cours du Cambrien.

Bien que l'on soit incapable de fournir une explication complète de la conservation exceptionnelle de ces fossiles, il est évident qu'un certain nombre de facteurs sont intervenus. Les animaux vivaient aussi bien à la surface qu'à l'intérieur des boues accumulées au pied de la falaise sous-marine (fig. 32). Périodiquement, des nappes de boue saturée s'écoulaient au bas de la pente, soulevant un nuage sous-marin de boue très dense qui entraînait les animaux vivants ainsi que des carcasses et des débris d'algues. Ayant parcouru une distance relativement courte, les boues à grains fins se déposaient et il y avait enfouissement rapide des animaux et des plantes. C'est ainsi que des animaux entiers et des débris d'algues ont été enfouis et le fait que les quantités d'oxygène au lieu d'enfouissement étaient vraisemblablement très faibles, a contribué au ralentissement correspondant du taux de putréfaction. D'autres facteurs physiques et chimiques mal connus ont dû intervenir pour expliquer la conservation des parties molles sous forme de minces pellicules de matière minérale. Certaines parties de ces pellicules réfléchissent la lumière, comme le montrent les photographies aux figures 6, 16, 18 et 23.

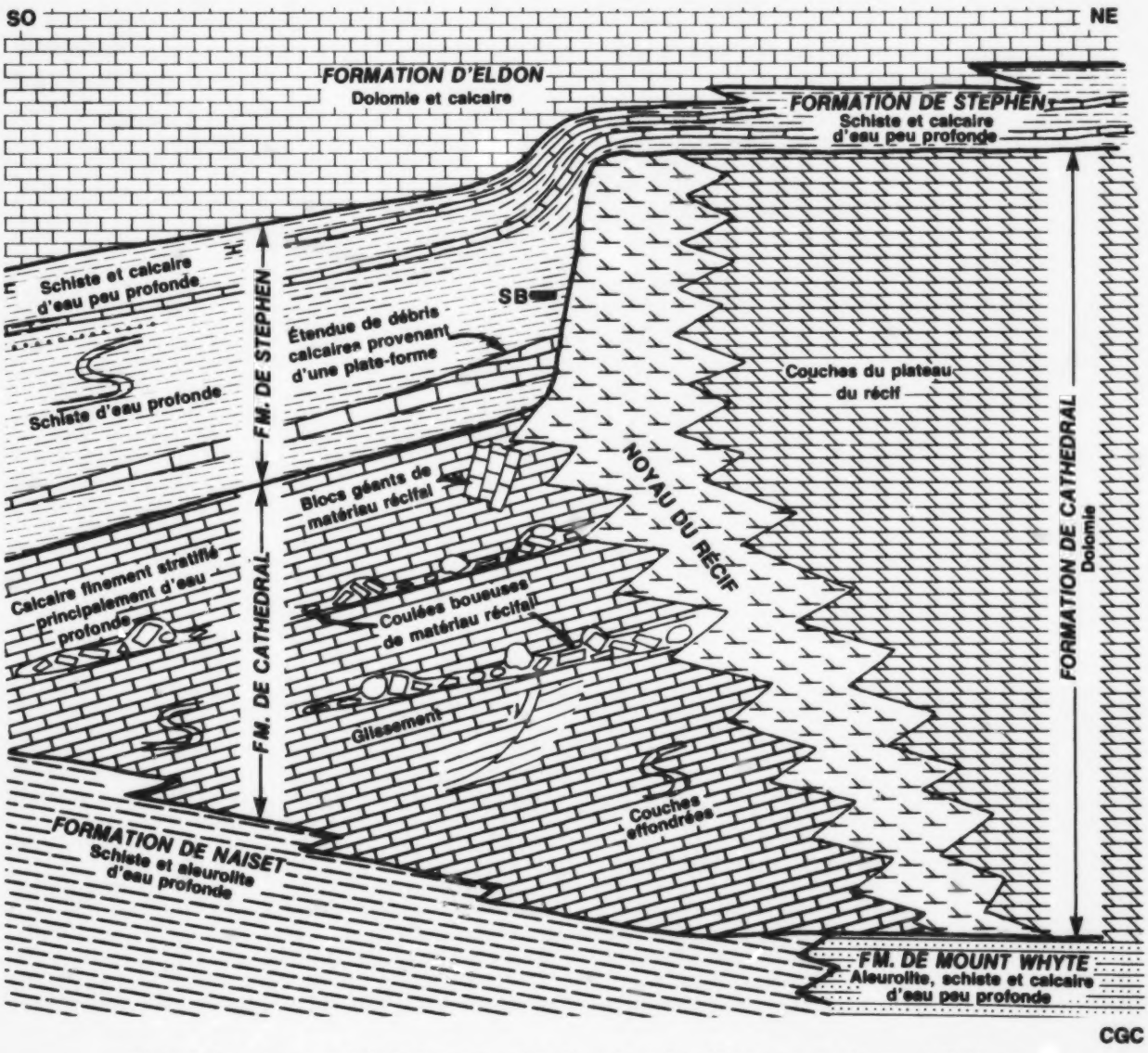

Figure 1. *Coupe transversale de la séquence stratigraphique des roches sédimentaires aux alentours de Field, parc national de Yoho.*

La position approximative des schistes de Burgess dans cette colonne est indiquée par un rectangle identifié par les lettres SB. Toutes les formations données datent du Cambrien moyen. (D'après Aitken et McIlreath, 1984, GEOS, vol. 13, nº 1, p. 19.)

LA FAUNE ET LA FLORE

La faune des schistes de Burgess comporte plus de 120 espèces représentant une gamme d'arthropodes, de mollusques, de brachiopodes, de cnidaires, d'éponges, de vers polychètes, de priapuliens, d'échinodermes, de chordés et d'un certain nombre de formes diverses qui ne font pas manifestement partie des principaux embranchements d'animaux (fig. 3). On y trouve également un grand nombre d'algues. L'abondance respective des espèces varie considérablement; autant les échantillons de certaines espèces peuvent se compter par milliers, autant d'autres sont uniques.

LA FLORE

La flore des schistes de Burgess se compose de débris délicats et ramifiés d'herbes marines ou d'algues conservés en abondance dans certaines couches minces de la carrière excavée par Walcott. Une de ces couches contient des masses de fragments brisés de *Marpolia* (fig. 4) ainsi que quelques rares fossiles d'autres espèces. Elle ne renferme cependant aucune autre algue. D'autres couches minces contiennent des fragments abondants d'une algue en forme de feuille perforée. M. Walcott a décrit un grand nombre d'autres espèces d'algues, toutes rares; aucune étude détaillée de ces fossiles

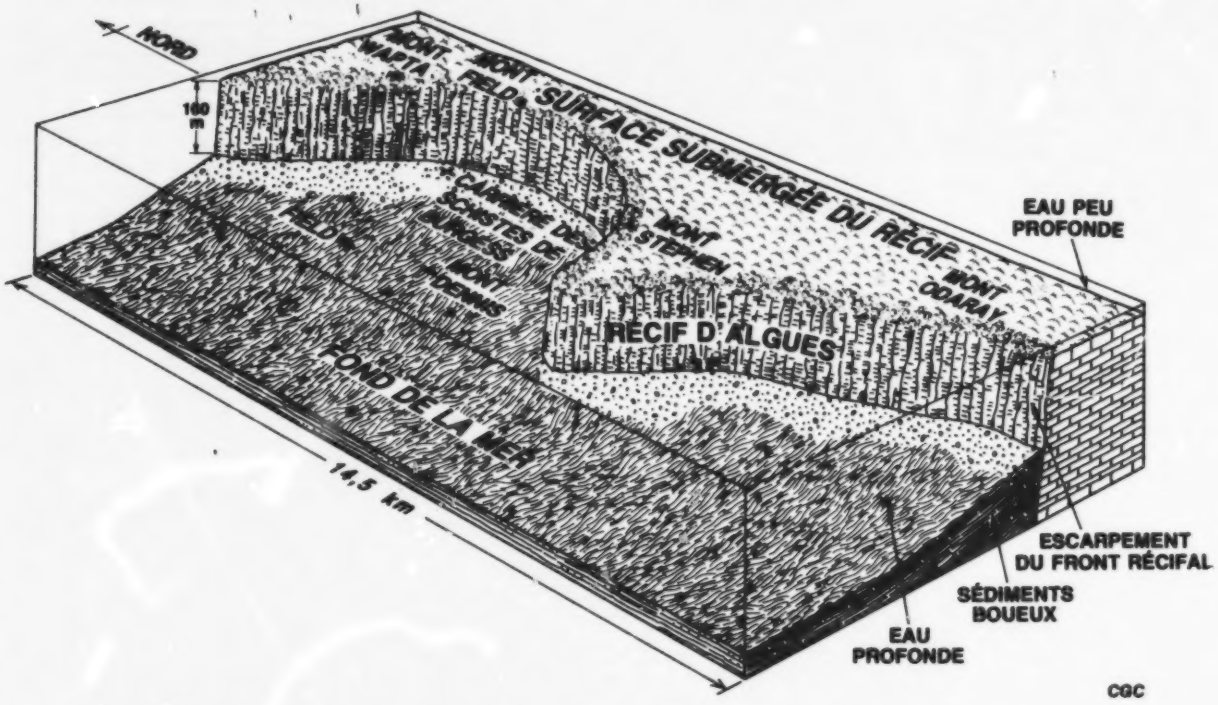

Figure 2. *Paléoreconstitution de l'escarpement récifal mi-cambrien profondément découpé séparant les zones récifales peu profondes, où s'accumulait du calcaire, du bassin profond où s'accumulaient des limons et des boues (y compris les schistes de Burgess). On y voit la position relative actuelle de la carrière des schistes de Burgess, de la ville de Field et des diverses montagnes.*

n'a été publiée depuis. Les algues fossiles sont séparées les unes des autres et elles ne sont que rarement associées à d'autres animaux fossiles, phénomène qui semble indiquer qu'elles vivaient dans un milieu différent de celui des animaux, peut-être fixées à la falaise sous-marine d'où elles auraient été périodiquement arrachées puis enfouies dans une couche affaissée.

LA FAUNE

Arthropodes

Les arthropodes sont les animaux fossiles les plus abondants (en termes de spécimens recueillis) et variés (en termes de genres et d'espèces) des schistes de Burgess (fig. 3). Ce sont les ancêtres de divers organismes, tels les insectes et les araignées sur terre et les crabes, les crevettes et les homards en mer. Le corps d'un arthropode est constitué de segments munis d'une paire de pattes articulées; ces pattes ainsi que le corps sont recouverts de matériau raide. Cet exosquelette peut se composer d'une matière organique tannée de nature résistante ou peut être renforcé d'une couche de carbonate de calcium, notamment dans le cas des pinces, des appendices et de la carapace du crabe et du homard. Un groupe de segments à l'avant du corps forment la tête qui peut comporter des yeux et des appendices spécialisés servant à capturer, à couper et à broyer la nourriture. Le corps principal ou thorax, situé derrière la tête, comporte une série de segments similaires, chacun de ces segments étant muni d'une paire d'appendices. Vient ensuite la zone caudale qui peut avoir la forme d'une plaque de segments fusionnés, d'un éventail ou d'une épine. Les trilobites (le mot trilobite signifie trois lobes: tri-lob(e)-ite), un groupe d'arthropodes maintenant disparu, sont caractérisés par une division tripartite du corps.

Dans la plupart des zones fossilifères cambriennes, les fossiles les plus communs sont des débris d'exosquelettes de trilobites, le fait que ces exosquelettes étaient renforcés de carbonate de calcium, les rendait plus susceptibles d'être conservés. On trouve beaucoup de ces débris dans les schistes de Burgess; on y trouve aussi de splendides exemples d'exosquelettes complets constitués d'une tête, d'un thorax et d'une queue (fig. 5). Toutefois, les fossiles les plus exceptionnels sont des exosquelettes complets d'*Olenoides* (fig. 6), antennes et appendices compris. La compaction qu'a subi le corps après son enfouissement a transformé les appendices en minces feuilles aplaties qui se chevauchent comme les bardeaux d'un toit.

Durant le processus d'enfouissement, la boue s'est infiltrée entre les appendices et l'exosquelette d'*Olenoides*. Ces sédiments ont par la suite été comprimés en une mince

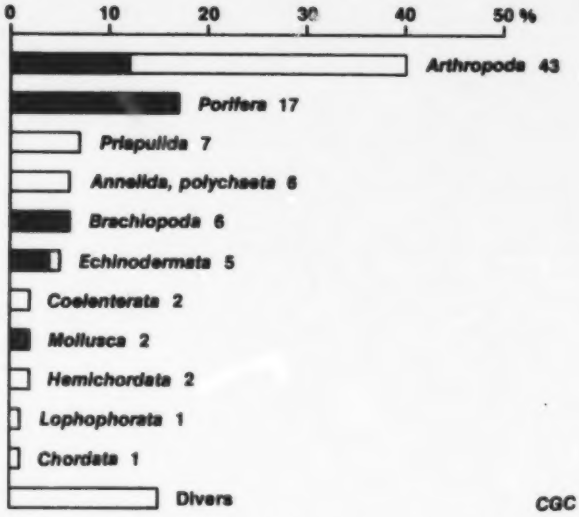

Figure 3. Abondance relative des principaux groupes d'animaux des schistes de Burgess.

La figure présente le nombre de genres dans chaque groupe tandis que la longueur des rectangles indique le pourcentage du total de 107 genres que représente chaque groupe. La partie noire pleine d'un rectangle représente la proportion de genres du groupe ayant des parties dures minéralisées.

couche de matrice rocheuse séparant les appendices les uns des autres et tous les appendices de l'exosquelette. À l'aide d'un minuscule outil de coupe, on peut dégager les divers appendices et ainsi les examiner au microscope. Ainsi, il a été possible d'identifier les articulations d'une patte locomotrice et les épines du côté interne et du segment basal. En reconstituant l'animal, on peut deviner, comment il se déplaçait sur terre et dans l'eau (faiblement) et comment ses pattes épineuses lui servaient à capturer, déchirer et déchiqueter la nourriture avant de l'amener à la bouche située sous la tête.

Les appendices de trois autres espèces très différentes de trilobites ont également été conservés dans des spécimens prélevés dans les schistes; toutefois, dans la plupart des espèces, les appendices et d'autres parties molles demeurent inconnus.

Marella (fig. 7) est le fossile le plus commun des schistes de Burgess. Cet organisme de seulement 1 à 2 cm de long porte en général une tache noire huileuse, bien évidente, à son extrémité postérieure. Deux paires de longues cornes incurvées se prolongent de la tête en forme de biseau, vers l'arrière. Une paire de longues antennes lui servaient d'organe sensoriel et une paire d'appendices plumeux adjacents balayaient les particules alimentaires vers la bouche située à l'arrière de la tête. *Marella* avait un corps mince muni de

Figure 4. Marpolia *(×2,8), fragments brisés de cette délicate algue ramifiée.*

Figure 5. Pagetia *(×9,2). Groupe de spécimens.*

Chose curieuse, aucune partie molle n'a été identifiée dans ce trilobite ni dans un certain nombre d'autres espèces. ***Pagetia*** *était peut-être un organisme flottant ou nageur qui vivait normalement bien au-dessus du fond de la mer.*

Figure 6. Olenoides *(×1,7). Spécimen complet de ce trilobite montrant les organes locomoteurs, épineux et articulés, situés sous l'exosquelette.*

Figure 7. *Vue ventrale de* ***Marrella*** *(×5), montrant les cornes incurvées se prolongeant de la tête vers l'arrière, les antennes (a), un deuxième appendice long (b) et les nombreuses paires d'appendices sur le thorax. À l'arrière, une tache noire visible sur la roche représente les produits de putréfaction qui se sont écoulés du corps dans les sédiments encaissants.*

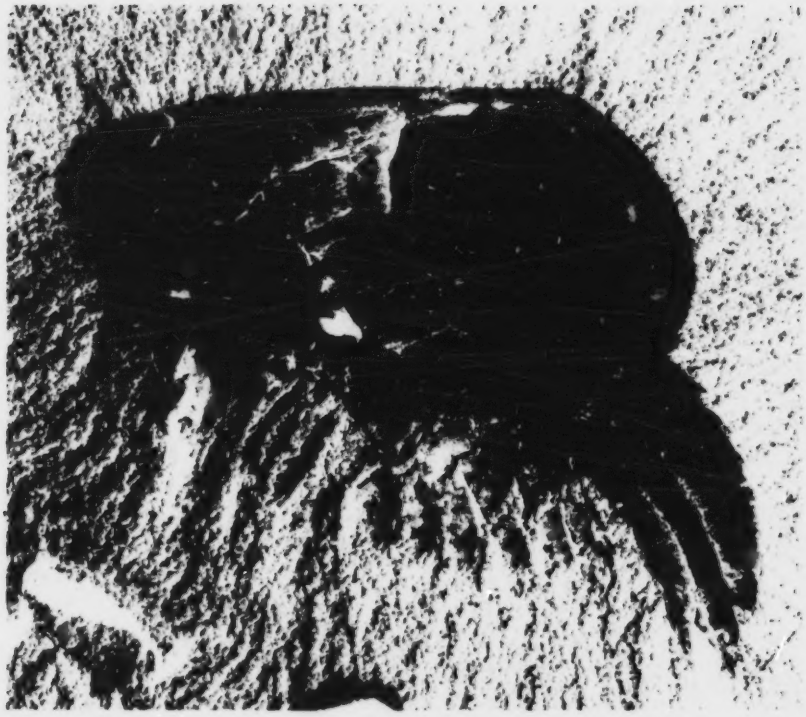

Figure 8. Canadaspis *(×2,9). Les deux valves de la coquille laissent dépasser le thorax et la queue ainsi que certaines parties des appendices. L'étroite bande soulevée le long du thorax est l'intestin rempli de débris.*

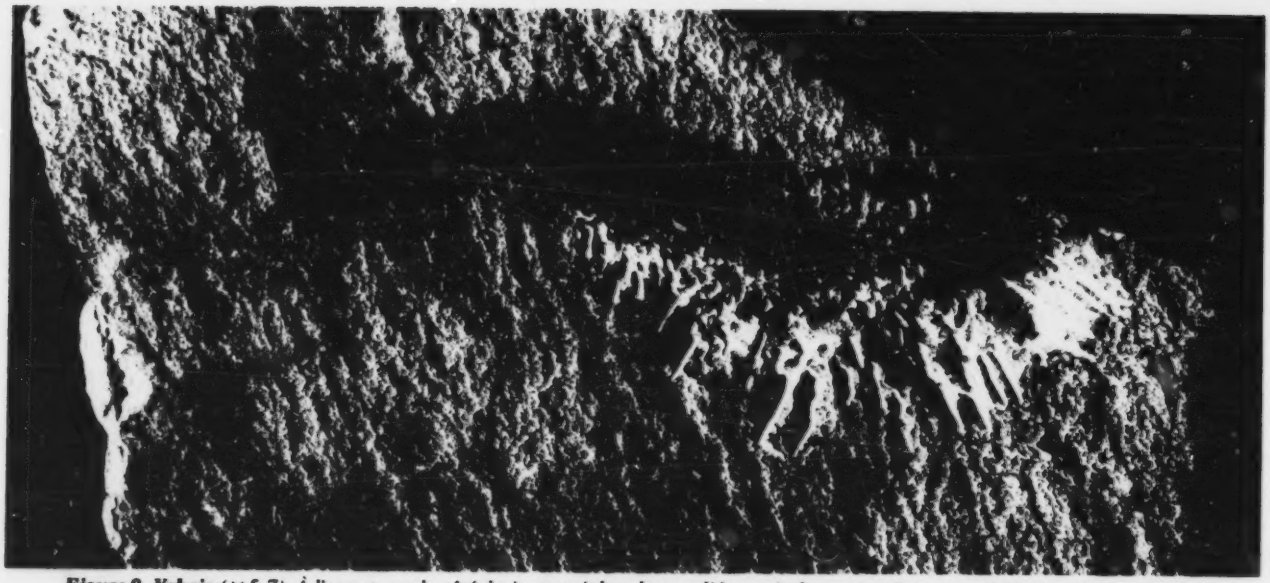

Figure 9. Yohoia *(×5,7). À l'avant, sur le côté droit, on voit les «bras» pliés munis de quatre «doigts» antérieurs, qui servaient à saisir les particules alimentaires. Le segment caudal de forme ovale est brisé.*

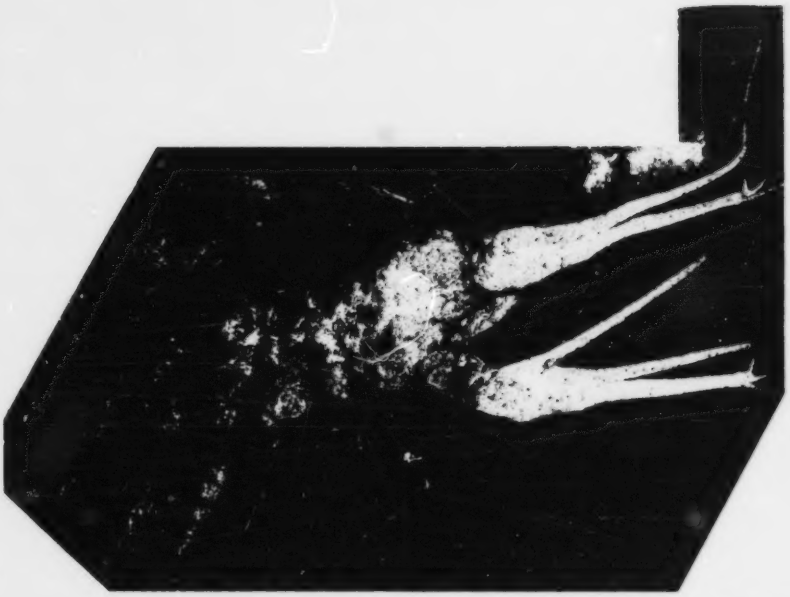

Figure 10. Leanchoilia *(× 1,6). La tête et quelques segments du thorax sont visibles ainsi qu'une paire de grands appendices céphaliques ramifiés. Les ramifications étaient munies d'un long prolongement multi-segmenté comme celui en haut, à droite. Les volets filamenteux qui permettaient à l'animal de nager sont visibles en bas, à gauche.*

Figure 11. *Vue de l'ensemble du corps de* ***Sidneyia*** *(× 1,5). Un morceau (g) a été arraché à l'arrière de l'organisme, ce qui permet de voir les fragments dans l'intestin. Des morceaux de trilobites et d'hyolithes ont été identifiés à l'intérieur d'autres spécimens; ils indiquent que* ***Sidneyia*** *se nourrissait de ces animaux et d'autres organismes à coquille dure.*

Figure 12. Molaria *(×6,0). Tout l'animal est visible, y compris la longue épine caudale et quelques appendices faisant saillie à l'avant et du côté gauche de la tête.*

Figure 13. Burgessia *(×4,4), montrant la carapace circulaire, certains appendices locomoteurs à l'arrière et la longue épine postérieure.*

Figure 14. Aysheaia (×3,0), montrant le corps épais et les appendices, tous deux multi-segmentés. L'extrémité des pattes est munie de griffes.

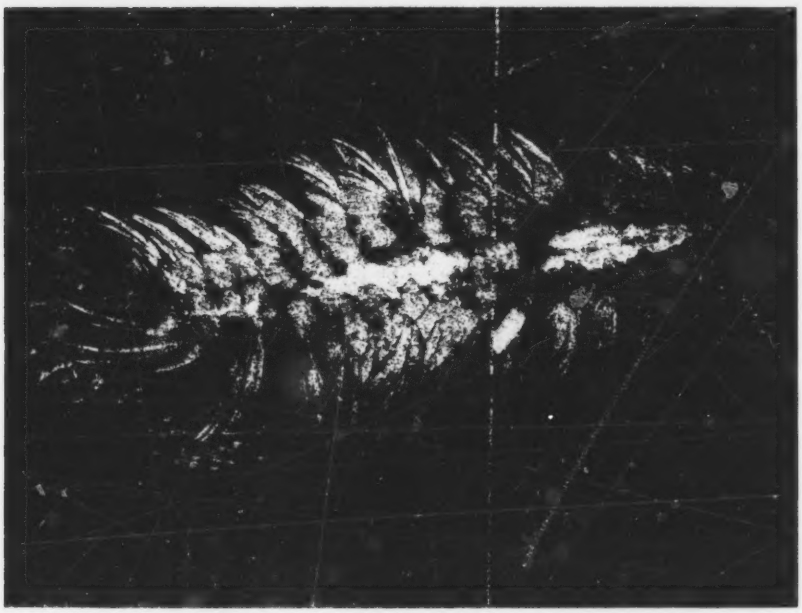

***Figure 15. Canadia** (×3,2). Un ver polychète; on peut voir de grosses touffes de soies et une paire de petits tentacules antérieurs.*

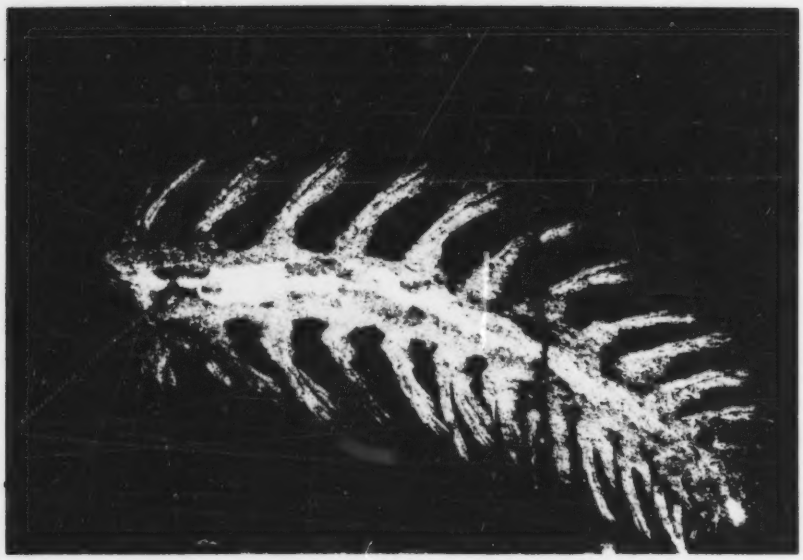

Figure 16. Burgessochaeta *(×3,7), ver polychète caractérisé par des touffes de soies identiques de part et d'autre de chaque segment.*

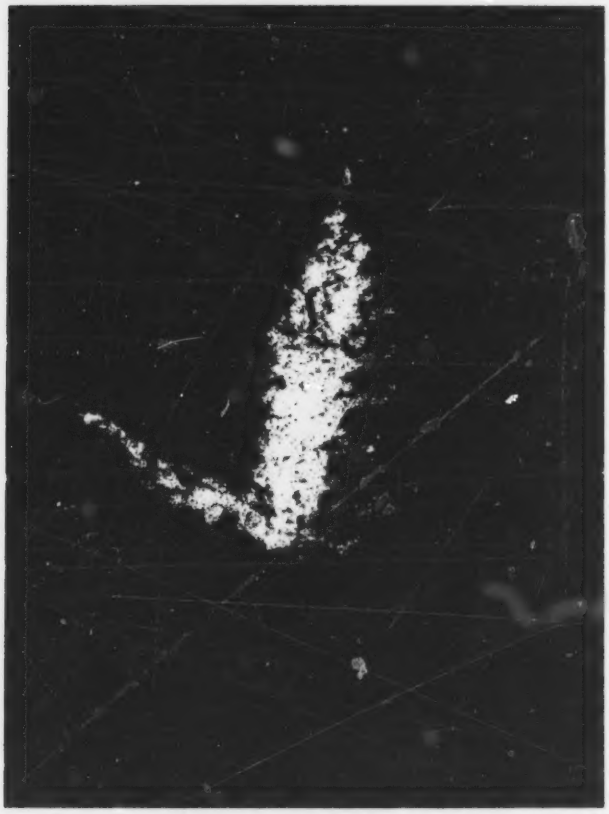

Figure 17. Insolicorypha *(×12), ver polychète qui de toute évidence se servait de ses énormes touffes de soies pour nager.*

Figure 18. Ottoia *(× 1,5), ver priapulien à partie antérieure épineuse et muni d'une série de crochets à l'extrémité postérieure du thorax.*

pattes locomotrices articulées; une branchie filamenteuse se trouvait à la base de chaque patte. La tache noire représente probablement le contenu du corps qui aurait été exprimé dans la matrice boueuse encaissante après l'enfouissement de l'organisme. *Marella* est un arthropode mais non un trilobite; cet organisme n'avait pas d'exosquelette renforcé de matière minérale. Il représente une des 30 variétés ou plus d'arthropodes à corps essentiellement mou trouvés dans les schistes qui ne sont pas des trilobites; ces organismes constituent un élément remarquable et varié de la faune. En général, ces animaux ne s'apparentent à aucune autre faune marine du Paléozoïque ancien ailleurs dans le monde.

Canadaspis (fig. 8) est le deuxième «non-trilobite» en abondance; il est protégé par une coquille formée de deux valves (gauche et droite) qui sont des images inversées l'une de l'autre et qui recouvrent la tête et une partie du thorax; le reste du thorax et la queue ressortent à l'arrière. En enlevant soigneusement une des valves, on peut voir que les appendices ressemblent de façon remarquable à ceux de certains crustacés vivants. *Canadaspis* est le plus vieil ancêtre connu des crustacés comme les crabes, les crevettes et les homards des mers actuelles. La coquille de *Waptia* était également bivalve mais cet organisme avait des appendices très différents de ceux de *Canadaspis*, des antennes longues et des yeux bien évidents (voir fig. 32). La partie arrière cylindrique du thorax, de nature peut-être musculaire, aurait permis à l'organisme de reculer rapidement en donnant un petit coup de sa queue bilobée. Les crustacés vivants se servent d'un mouvement similaire pour échapper aux prédateurs. *Yohoia* (fig. 9), beaucoup plus petit, se caractérise par une paire d'appendices se prolongeant devant la tête. Chacun de ces appendices possède une articulation en coude et quatre «doigts» antérieurs qui servaient probablement à saisir les particules alimentaires et à les amener à la bouche à l'avant de la tête. *Leanchoilia*, organisme plus gros et plus facilement reconnaissable (fig. 10), possède une paire d'appendices antérieurs extraordinaires, chaque appendice étant incurvé et articulé à sa base. Trois articulations portent des tiges, chacune étant munie d'un long prolongement multi-segmenté à fonction que l'on présume sensorielle. La troisième tige est munie de pinces à la base du prolongement. *Leanchoilia* était dépourvu d'organes locomoteurs mais pouvait vraisemblablement nager en battant ses lobes latéraux. On ne sait pas encore à quoi servaient les énormes appendices antérieurs mais l'organisme s'en servait peut-être comme support pendant qu'il se nourrissait au fond de la mer.

Sidneyia (fig. 11), premier «non-trilobite» décrit par M. Walcott, a été nommé en l'honneur de son fils, qui l'a découvert. Les organes locomoteurs sur le thorax ressemblent de façon remarquable à celles du limule actuel (*Limulus*). L'intestin a été conservé, et on y trouve des fragments de coquilles de brachiopodes, d'*Hyolithes* et de trilobites, phénomène qui indique que cet organisme pouvait capturer et broyer des animaux à corps dur. Deux autres formes très différentes, et non apparentées aux trilobites, ont été trouvées: *Molaria* (fig. 12) et *Burgessia* (fig. 13), organismes benthoniques libres, se nourrissaient d'autres animaux minuscules ou de débris organiques. Chacun de ces organismes avaient une longue épine caudale qui faisant probablement partie de son système de défense.

Cette brève description de certains organismes autres que les trilobites montre la variété des dimensions et de la forme du corps et de la nature des appendices. Certains des arthropodes, comme *Olenoides* et *Sidneyia*, étaient des carnivores qui recherchaient leur proie ou à la surface, ou en creusant le fond de la mer. D'autres comme *Canadaspis* et *Leanchoilia*, devaient probablement fouiller la boue et se nourrir de débris organiques sur le fond de la mer; *Marrella* et *Burgessia* se nourrissaient de particules encore plus petites et

Figure 19. Selkirkia *(×5,3), ver priapulien qui vivait dans un tube à l'extrémité duquel seule dépassait la partie antérieure épineuse.*

peut-être même d'animaux minuscules. La paire d'appendices spéciaux dont était muni *Yohoia* lui servait à ramasser les particules de nourriture et à les amener directement à sa bouche. Aucun de ces organismes ne semble avoir été un nageur puissant mais certains d'entre eux devaient pouvoir s'éloigner rapidement d'un ennemi. Les adaptations et les modes de vie de ces anciens animaux étaient manifestement aussi différents d'une espèce à l'autre qu'ils le sont pour les créatures marines d'aujourd'hui.

Aysheaia (fig. 14), organisme rare mais très intéressant, se caractérise par un corps épais et des pattes courtes qui se terminent en petites griffes. Les fossiles de cet animal montrent qu'il était dépourvu d'exosquelette rigide et qu'il avait un corps et des pattes flexibles. Lorsque M. Walcott a publié les premières photographies de ce fossile, qu'il considérait comme un ver, des zoologistes lui ont écrit immédiatement, lui signalant combien *Aysheaia* ressemblait à *Peripatus*, organisme vivant. Ce dernier fait partie d'un petit groupe d'animaux terrestres de l'hémisphère sud, les onychophores, qui vivent parmi les plantes pourries et qui se nourrissent de divers insectes. *Aysheaia*, animal marin pourtant très différent des onychophores, présente néanmoins des caractéristiques qui auraient pu en faire l'ancêtre à l'origine des myriapodes et des insectes. Dans la reconstitution de la faune originelle présentée à la figure 32, *Aysheaia* est représenté comme un organisme rampant sur une éponge; il se nourrissait peut-être des parties molles d'éponges, hypothèse suggérée par la présence d'éponges fossiles associées à *Aysheaia*.

Vers polychètes

Les vers à corps mou représentent environ 12 pour cent des genres relevés dans la faune et les vers polychètes font partie d'un des plus importants groupes. Ces vers ont des parents vivants tels que le *neanphes virens*, organisme couramment observé sur un grand nombre de littoraux. Ces vers ont des corps segmentés munis de grosses soies composées d'une matière organique résistante, la chitine. Ces soies sont très proéminentes chez les vers polychètes des schistes de Burgess, mais elles le sont encore plus chez *Canadia* (fig. 15). La tête de ce ver, portant deux tentacules allongées, était rattachée à un gros corps dont la surface dorsale était presque entièrement cachée par un réseau imbriqué de grosses soies aplaties. De grosses touffes de soies disposées régulièrement le long de la partie ventrale du corps semblent avoir servi à propulser l'organisme dans l'eau. En raison de cette particularité, les paléontologues tiennent *Canadia* pour un organisme nageur qui se déplaçait au-dessus du fond de la mer. Un autre ver polychète très abondant, *Burgessochaeta* (fig. 16), aurait eu un mode de vie très différent de celui de *Canadia* puisqu'il semble avoir vécu dans les sédiments. Son corps allongé portait une série de soies qui ensemble auraient peut-être aidé l'animal à se déplacer le long d'un réseau de galeries creusées tandis que des tentacules antérieures allongées auraient fouillé la surface des sédiments pour y chercher des particules alimentaires (fig. 32). Les schistes de Burgess renferment d'autres vers polychètes, dont un en particulier mérite une mention spéciale. Il s'agit d'*Insolicorypha* (fig. 17), remarquable surtout en raison de ses grandes franges de soies qui lui servaient probablement à

Figure 20. Louisella *(×1,1), ver priapulien dont le thorax porte deux rangées d'appendices plumeux qui servaient vraisemblablement de branchies respiratoires.*

nager. On le connaît d'un seul spécimen; l'organisme a peut-être vécu bien au-dessus du fond de la mer, où il aurait été protégé des coulées de boue responsables de la destruction des autres animaux des schistes de Burgess.

Vers priapuliens

Un autre groupe d'organismes des schistes de Burgess, les vers priapuliens, est beaucoup moins bien connu bien qu'il soit abondant par endroits dans les sédiments marins actuels. Toutefois, dans la faune des schistes et peut-être aussi à l'origine dans un grand nombre d'autres ensembles cambriens, les vers priapuliens étaient beaucoup plus abondants que les vers polychètes et révèlent une vaste gamme de formes. Leur éclipse subséquente des communautés marines pourrait être due à leur remplacement, dans l'écologie, par les vers polychètes. *Ottoia* (fig. 18) est le genre le plus abondant des priapuliens des schistes de Burgess; il présente un très grand intérêt en raison de la gamme de renseignements que les centaines d'échantillons de cet organisme ont fourni sur son anatomie. La partie antérieure externe était munie d'épines qui servaient à s'accrocher aux sédiments au sein desquels vivait le ver, et de dents qui servaient à saisir la nourriture. Le tube digestif est identifiable et, phémonène encore plus remarquable, il contient des restes de nourriture, notamment des coquilles coniques d'hyolithes et quelques brachiopodes. Il serait raisonnable de supposer qu'*Ottoia* était un prédateur. De plus, un des spécimens semble indiquer qu'il se livrait parfois au cannibalisme, habitude que n'ont pas perdue ses descendants actuels. D'autres parties de son anatomie interne ont été identifiées, y compris des restes de faisceaux musculaires, dont des muscles rétracteurs qui servaient à rentrer la partie antérieure du corps pendant que l'animal fouissait les sédiments mous. Certaines parties de l'anatomie interne sont plus difficiles à voir, mais il semble que l'organisme ait possédé une corde nerveuse.

Selkirkia (fig. 19) est le deuxième ver priapulien en abondance; cet organisme vivait dans un tube allongé à l'extrémité duquel seule dépassait la partie antérieure du corps. Ce tube se composait de matière plutôt résistante puisque les tubes vides sont beaucoup plus abondants que les tubes dans lesquels sont conservées les parties molles. Les tissus mous auraient présumément pourri peu après la mort du ver, laissant les tubes vides éparpillés sur le fond de la mer. Parfois, des animaux benthiques comme des brachiopodes et des éponges se sont fixés sur les tubes vides. Certains spécimens de *Louisella* (fig. 20), le plus gros des priapuliens des schistes de Burgess, avaient plus de 20 cm de long. Bien que *Selkirkia* et *Ottoia* soient munis de crochets cuticulaires pointus sur leur partie antérieure, dans *Louisella* les structures équivalentes semblent avoir été composées de lobes de tissus plus mous. Le corps est aplati dans un plan dorsi-ventral; sur le côté vraisemblablement dorsal, deux longues rangées de structures plumeuses devaient servir de branchies. Bien qu'aucun priapulien actuel ne ressemble à *Louisella*, une comparaison avec d'autres vers semble indiquer que cet organisme a peut-être vécu dans une galerie horizontale (fig. 32). En ondulant son corps aplati, le ver aurait attiré l'eau dans la galerie, créant un courant qui aurait aéré les branchies et emporté les déchets.

Brachiopodes

Les brachiopodes fossiles comprennent des représentants de deux grandes divisions, les Inarticulés qui se caractérisent par une coquille composée de phosphate de calcium, et les Articulés qui ont une coquille calcaire. Les genres représentés sont caractéristiques du Cambrien mais certains d'entre eux sont parfois exceptionnellement bien conservés. Par exemple, les délicates soies chitineuses qui font saillie autour des marges de la coquille sont conservées dans certains des spécimens (fig. 21). Des exemples d'une catégorie

Figure 21. Micromitra *(×4,0). Les coquilles subcirculaires de ce brachiopode sont fixées à l'éponge* ***Pirania****, position qu'occupait l'animal vivant. Les spicules de l'éponge font saillie sous les brachiopodes et les soies longues et minces sont visibles au pourtour des marges des coquilles de brachiopodes, à gauche et au bas de l'image.*

Figure 22. Hyolithe *(×6,0). La coquille, de forme conique, est munie d'un opercule (au haut de l'image); entre l'opercule et la coquille, les cloisons qui le tenaient en place sur le fond de la mer sont courbées vers l'extérieur et l'arrière.*

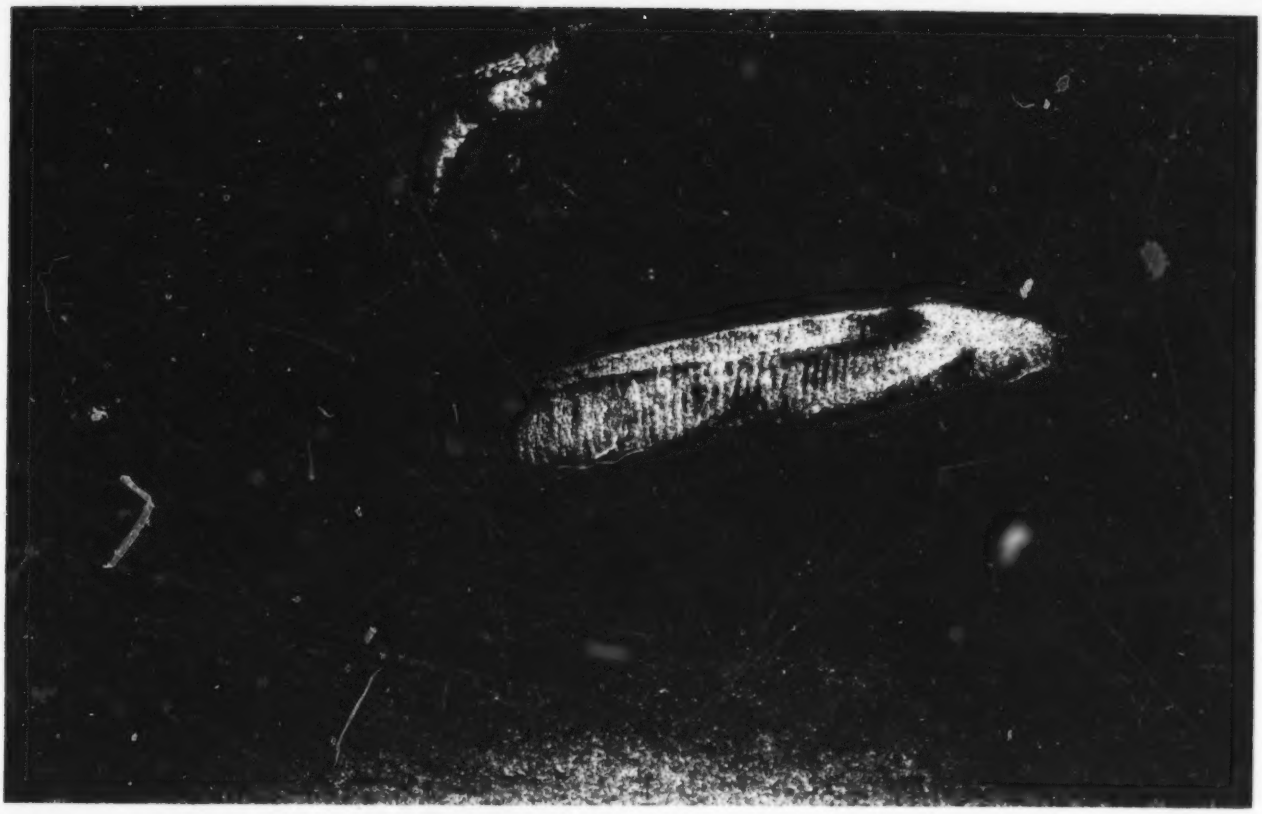

Figure 23. Pikaia *(×3,6), un chordé primitif. La bande réflectrice bien visible sur le côté supérieur de l'animal semble représenter la notocorde, une des caractéristiques clés de cet embranchement. Le spécimen visible au-dessus du chordé est un exemple de l'arthropode connu sous le nom de Burgessia.*

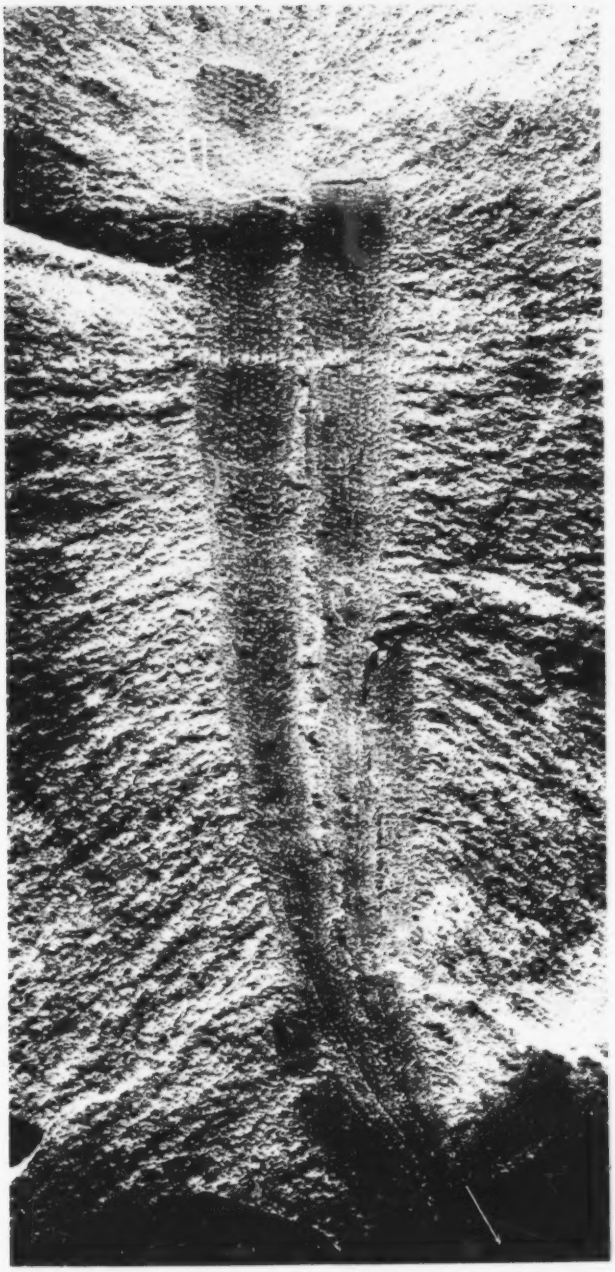

Figure 24. Vauxia *(×2,5), éponge ramifiée, montrant le réseau complexe du squelette interne.*

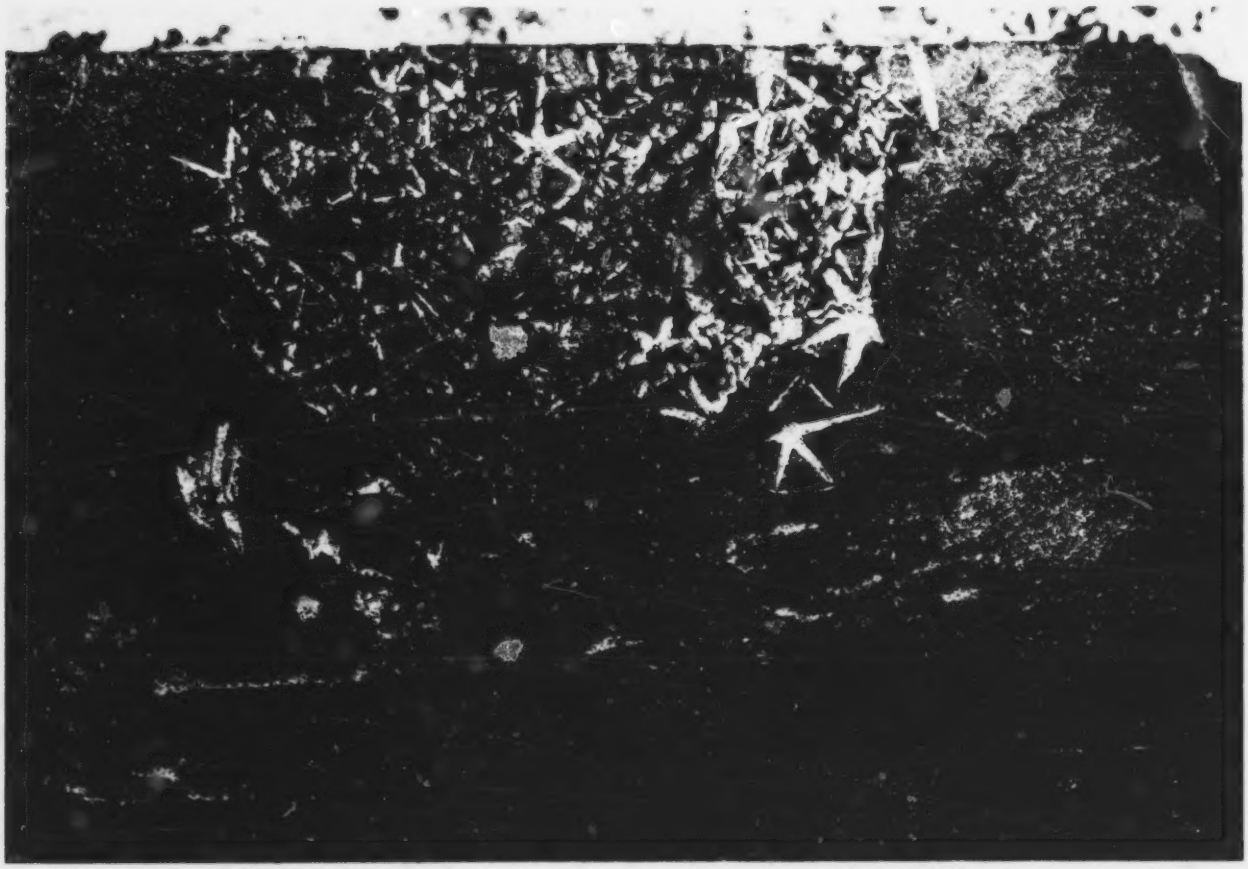

Figure 25. Eiffelia *(×5,2), éponge globulaire fixée à un tube vide du priapulien* ***Selkirkia*** *(fig. 19) qui a vraisemblablement servi à l'organisme de surface de fixation.*

d'organisme vivant fixé à un autre (relation épizoïque) sont peu communs au Cambrien, mais cet exemple des schistes de Burgess montre des brachiopodes fixés aux spicules de l'éponge *Pirania*. Les brachiopodes qui vivaient dans cette position relativement élevée, à un centimètre environ au-dessus du fond de la mer, ont vraisemblablement profité des courants d'alimentation engendrés par l'éponge pour obtenir de la nourriture qui n'aurait pas été disponible s'ils avaient jonché le fond de la mer.

Échinodermes

Les échinodermes fossiles abondent par endroits dans certaines roches cambriennes et on en trouve plusieurs variétés dans les schistes, bien qu'aucune d'entre elles ne soit particulièrement nombreuse. Par contre, d'abondants spécimens d'éocrinoïdes et d'édrioastéroïdes se manifestent dans bien des roches cambriennes. En général, les éocrinoïdes se caractérisent par un corps plus ou moins globulaire muni de bras nourriciers, le tout étant supporté au-dessus du fond de la mer par une longue tige. Par contre, les édrioastéroïdes, échinodermes à corps en forme de petit pain, reposaient sur le fond de la mer. Un autre échinoderme, *Echmatocrinus* (voir fig. 32), se manifeste uniquement dans les schistes de Burgess et dans les zones contiguës. Cet organisme revêt une importance toute particulière puisqu'il semble représenter le plus ancien des crinoïdes (lis de mer), groupe qui a par la suite dominé un grand nombre de fonds de mer au cours du Paléozoïque et du Mésozoïque. Dans la plupart des crinoïdes fossiles, les organes vitaux du corps tels l'intestin et les organes de reproduction étaient supportés sur un pédoncule allongé qui fixait l'animal sur le fond.

Toutefois, la distinction entre la tige et le corps est bien moins marquée dans *Echmatocrinus*. Le squelette de la plupart des autres crinoïdes se compose de grandes plaques de carbonate de calcium soudées pour former un squelette rigide. Toutefois, les plaques des crinoïdes des schistes de Burgess semblent avoir été très minces et fixées à un corps plutôt souple. *Echmatocrinus* et les animaux apparentés, bien que peut-être très répandus sur certains fonds de mer cambriens, ne se sont fossilisés que dans les conditions exceptionnelles qui ont contrôlé l'accumulation des schistes de Burgess.

Mollusques

Les fossiles mollusques, en particulier les coquilles coniques du groupe primitif des Monoplacophores, sont communs à un grand nombre de roches cambriennes. Bien

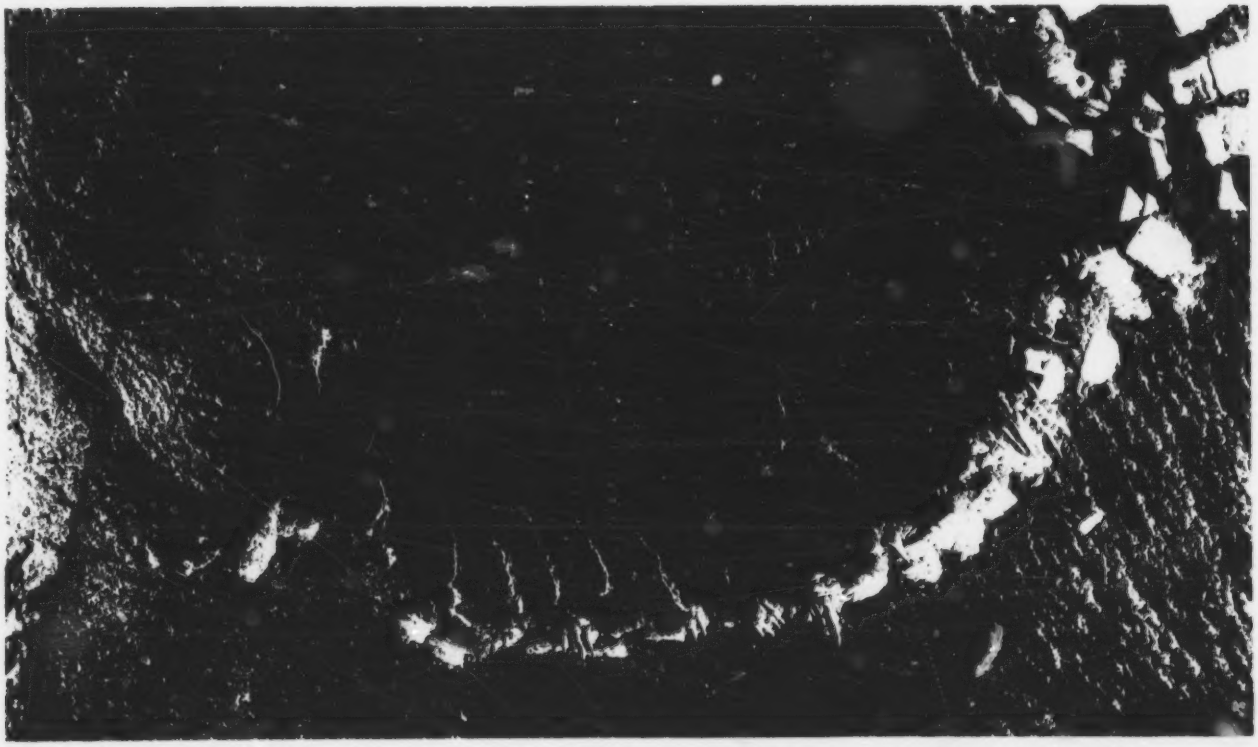

Figure 26. Opabinia *(× 2,5). De longs volets pendent du corps segmenté et certaines parties des nageoires font saillie vers le haut, à l'arrière. On observe sur la région céphalique, trois des cinq yeux ainsi que le processus dont les épines situées sur la partie antérieure s'incurvent vers l'arrière.*

qu'ils soient mal connus aujourd'hui parce qu'ils vivent surtout en eaux profondes, les monoplacophores présentent un très grand intérêt du point de vue évolutionnaire puisqu'il s'agit vraisemblablement des ancêtres directs ou indirects de la plupart des autres groupes de mollusques tels les gastéropodes et les bivalves. *Scenella* est un monoplacophore très abondant des schistes de Burgess (voir fig. 32); malheureusement, aucune de ses parties molles n'a été identifiée.

Hyolithes

Bien que certains paléontologues considèrent les hyolithes comme des mollusques, la plupart d'entre eux les rangent dans un embranchement distinct. Les hyolithes abondent dans les schistes de Burgess et dans un grand nombre d'associations cambriennes. Certains spécimens ont été conservés, operculum et cloisons courbées compris (fig. 22). Comme l'operculum et les cloisons sont habituellement transportés loin du reste de la coquille presque immédiatement après la mort de l'organisme, ces spécimens articulés ont dû être enfouis vivants par des coulées de boue. Ainsi que déjà mentionné, les hyolithes ont manifestement servi de nourriture à certains arthropodes et vers priapuliens.

Cnidaires ou coelentérés

Cet embranchement comporte divers groupes comme les anémones de mer, les méduses scyphozoaires et les coraux. Il est représenté dans les schistes de Burgess par un grand organisme semblable à une anémone muni d'un gros corps en forme de sac et dépourvu de tentacules. Chose curieuse, aucune méduse n'y a été identifiée bien que des spécimens de ces organismes aient été trouvés ailleurs dans les roches cambriennes.

Chordés

L'absence de poissons fossiles dans les schistes de Burgess n'est pas étonnante. Ce n'est que récemment qu'on a découvert ce qui semble être des écailles isolées de poisson dans les roches du Cambrien supérieur. Toutefois, il est fort probable que les ancêtres de ces poissons se trouvent dans les roches datant du mi-Cambrien ou même plus vieilles. La découverte, dans les schistes de Burgess, de *Pikaia* (fig. 23), chordé primitif, présente donc un intérêt extraordinaire, non seulement en raison des renseignements qu'il peut fournir sur les ancêtres des poissons mais aussi parce que, par un cheminement évolutionnaire complexe, les animaux comme *Pikaia* ont donné lieu aux amphibiens, aux reptiles et aux mammifères, y compris l'homme. *Pikaia* lui-même était un organisme vermiforme muni d'une tige dorsale raide, la notocorde, précurseur de la colonne vertébrale, et de segments en zigzag, soit deux éléments également caractéristiques des poissons.

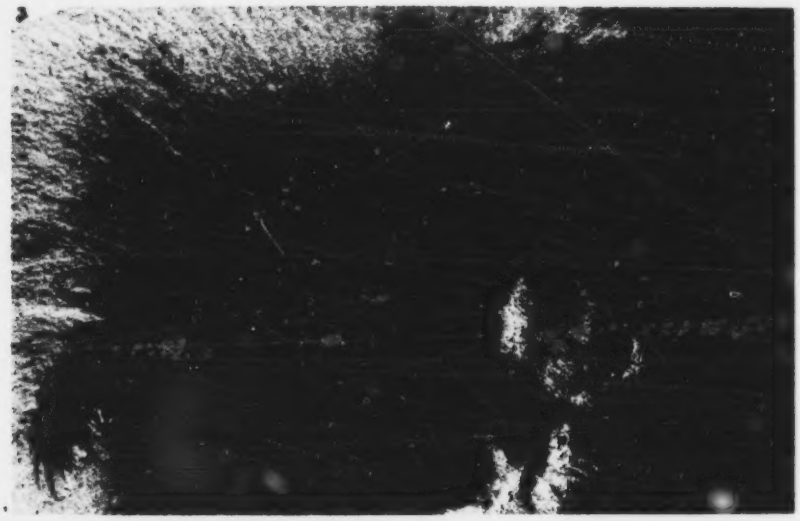

Figure 27. Anomalocaris *(× 1,1). Appendice segmenté et isolé montrant les épines sur le côté interne et à l'extrémité.*

Spongiaires

En termes de variété, les spongiaires, ou éponges, occupent la deuxième place parmi les fossiles des schistes de Burgess; ils représentent les principaux animaux fixés au fond marin. *Vauxia* (fig. 24), le plus commun de ces fossiles, est une forme ramifiée, dont chaque branche fait voir un réseau compliqué de fils. Ces fils semblent avoir été composés de spongine, matière organique souple et résistante qui forme le squelette des éponges commerciales actuelles. Les anciens spongiaires, tout comme ceux d'aujourd'hui, avaient une forme conique, cylindrique, vasiforme ou globulaire; comme *Vauxia*, ils étaient peut-être ramifiés. Les passages à travers les parois étaient tapissés de cellules munies de minuscules processus flagellés, le mouvement de ces structures attirant l'eau qui traversait les parois et qui était rejetée avec force par la cavité centrale et l'ouverture. L'éponge se nourrissait de minuscules particules alimentaires en suspension dans l'eau. Le squelette interne, conçu de façon à supporter les parois, se serait composé de spongine ou d'un réseau de spicules composés de carbonate de calcium ou de sable opalin. *Pirania* (fig. 21), *Eiffelia* (fig. 25) et *Choia* (voir fig. 32) sont des exemples d'éponges munies d'un squelette formé d'un réseau de spicules semblables. La base de *Pirania* supportait une tige centrale vide à laquelle étaient fixés des amas de spicules. *Eiffelia* avait une forme globulaire et, tout comme *Pirania*, pouvait parfois se fixer aux tubes de *Selkirkia* (fig. 19). *Choia* avait également une forme globulaire mais était muni de longs spicules rayonnants qui le maintenaient en position sur le fond marin.

Animaux divers

Tous les animaux décrits jusqu'ici peuvent être groupés dans des principaux groupes ou embranchements connus en fonction de leur structure caractéristique. Bien que les diverses espèces des schistes de Burgess susceptibles d'être groupées dans un embranchement particulier soient très différentes de leurs descendants vivants, en général, on peut facilement en reconnaître la structure. Toutefois, il existe un très grand nombre d'espèces que l'anatomie unique rend difficiles à classer dans un embranchement connu.

Opabinia (fig. 26) est un animal unique caractérisé par un corps segmenté, chaque segment étant muni d'un volet latéral à l'extérieur duquel se trouve une branchie laminaire. *Opabinia* se servait de ses volets pour nager au-dessus du fond de la mer; sa tête portait cinq yeux composés ainsi qu'un processus médian de nature souple prolongé à son extrémité par des épines. Des nageoires à l'arrière stabilisaient ou guidaient l'animal pendant qu'il nageait à la recherche de nourriture ou pendant qu'il saisissait sa nourriture à l'aide de ses épines et l'amenait à la bouche située à l'arrière de la tête. *Opabinia* avait ni mâchoire, ni autre appareil qui lui aurait permis d'écraser ou de broyer sa nourriture; cet organisme pourrait donc s'être nourri de minuscules animaux à corps mou ou de fragments de débris organiques.

L'une des premières descriptions d'un animal à corps mou provenant de l'Ouest du Canada a été faite en 1892 (bien avant la découverte, par M. Walcott, des schistes de Burgess); elle est fondée sur un appendice articulé épineux (fig. 27). Comme cet appendice n'avait jamais été retrouvé relié à un corps, on croyait qu'il s'agissait soit du thorax, soit de la queue d'un animal similaire à *Canadaspis* ou encore d'un des deux appendices du segment thoracique d'un quelconque arthropode inconnu. En fonction de cet appendice, l'animal a été baptisé *Anomalocaris*. Les scientifiques ont donc été très étonnés de découvrir, pendant qu'ils étudiaient un des spécimens recueillis par une équipe de la Commission géologique du Canada, une paire de ces mêmes appendices reliés à la partie antérieure d'un animal (fig. 28a, b). La tête de l'organisme est allongée et munie d'une paire de grands yeux composés. Son corps porte une série de volets chevauchants dont la grosseur va en diminuant; le battement de ces volets

Figure 28a. Anomalocaris.

Spécimen incomplet (× 1,1) de l'animal montrant l'appendice droit et une partie de l'appendice gauche en place. Les lobes se chevauchent le long du corps fuselé dont l'extrémité est brisée.

Figure 28b. Anomalocaris.

Agrandissement (× 1,7) de la portion antérieure du même spécimen, plongée dans l'eau pour révéler les appendices.

Figure 29. Wiwaxia *(×3,8). Vue de la surface dorsale qui était recouverte d'écailles et munie de chaque côté d'une rangée d'épines latérales; ces épines servaient vraisemblablement à détourner l'attaque des prédateurs.*

Figure 30. Dinomischus *(×9,3). Un pédoncule allongé soulevait le corps en forme de coupe au-dessus du fond de la mer. Les structures en pointe visibles sur la partie supérieure de la coupe jouaient peut-être un rôle dans le processus d'alimentation de l'animal.*

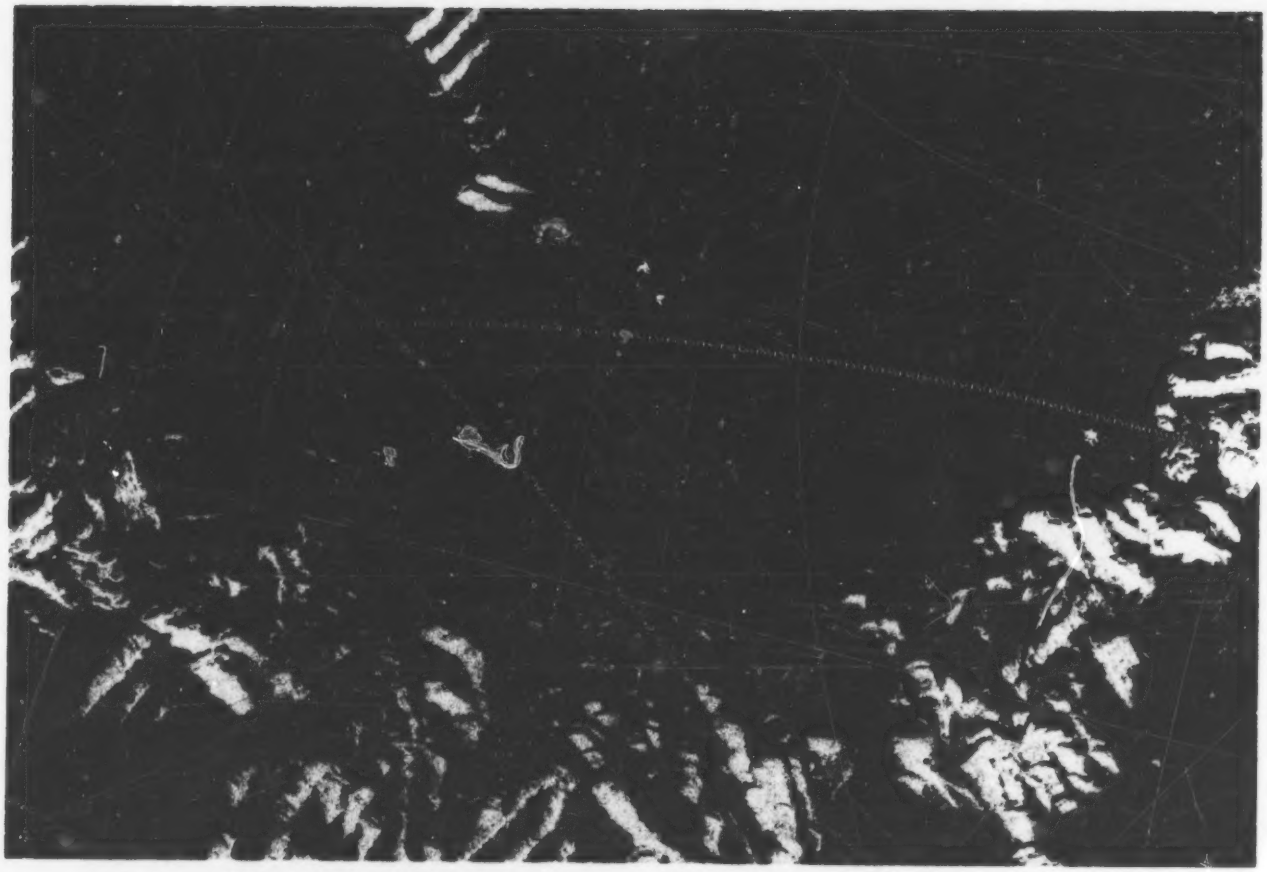

Figure 31. Hallucigenia *(× 13,0). Sept paires d'épines en forme d'échasses supportaient le thorax de cette créature bizarre. On peut également voir les tentacules fixés à la surface dorsale du thorax.*

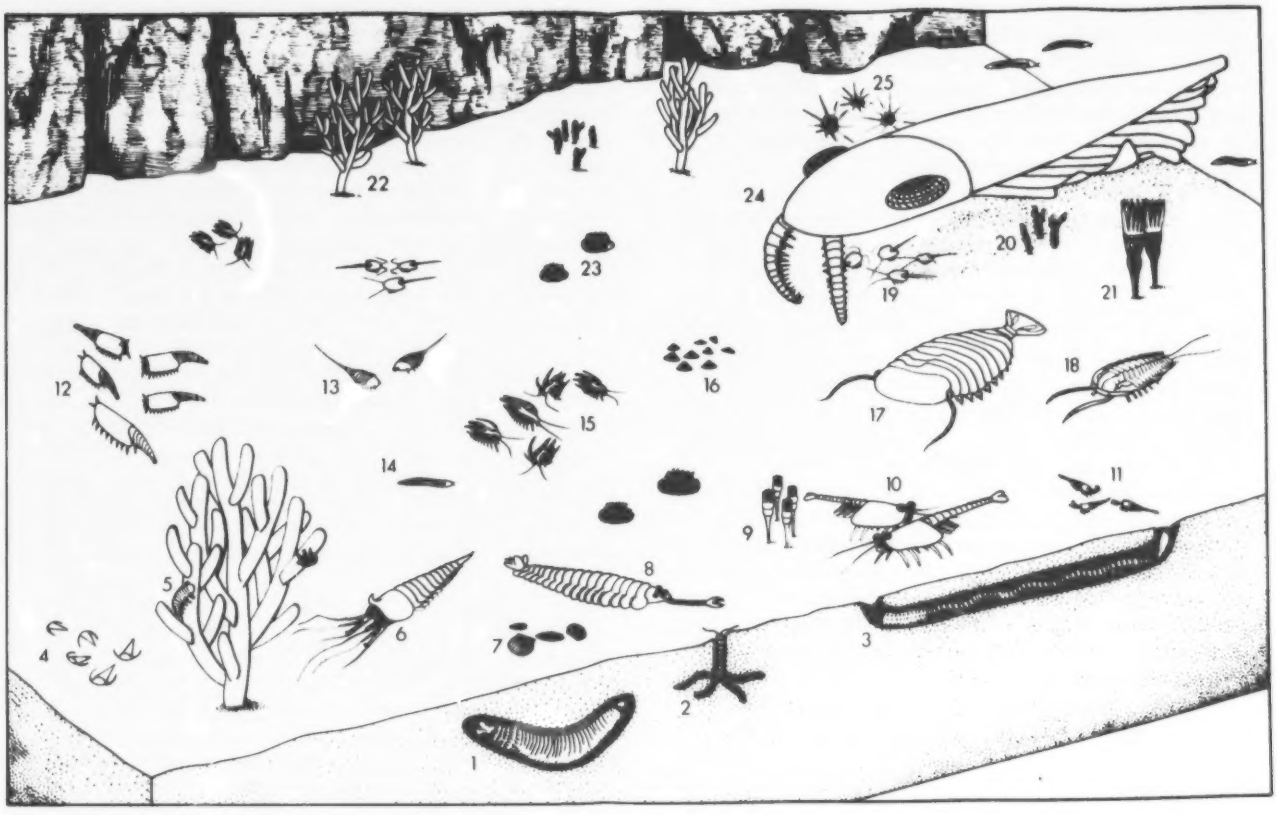

Figure 32. *Reconstitution de certaines des espèces des schistes de Burgess qui vivaient sur les sédiments boueux accumulés au pied de l'escarpement sous-marin (à l'arrière-plan), dans ceux-ci et à leur surface. Les animaux sont numérotés de gauche à droite en rangées successives de part et d'autre du diagramme, en commençant par la tranche verticale à l'avant-plan. On y retrouve: des éponges ramifiées et globulaires (**Vauxia**, 22, **Choia**, 25, **Pirania**, 20); **Nisusia** (7), un brachiopode articulé; **Scenella** (16), un mollusque monoplacophore; **Hyolithes** (4); deux vers priapuliens (**Ottoia**, 1, **Louisella**, 3) et un ver polychète (**Burgessochaeta**, 2); divers arthropodes [**Olenoides**, 18, un trilobite; **Sidneyia**, 17, **Leanchoilia**, 6, **Marrella**, 15, **Canadaspis**, 12, **Molaria**, 13, **Burgessia**, 19, **Yohoia**, 11, **Waptia**, 10, et **Aysheaia**, 5 (rampant sur l'éponge **Vauxia**, 22)], organismes qui ne sont pas des trilobites; **Echmatocrinus** (21), un échinoderme, et **Pikaia** (14), un chordé. **Opabinia** (8), **Dinomischus** (9), **Wiwaxia** (23) et le géant **Anomalocaris** (24) sont des animaux appartenant au groupe Divers. Les dessins montrent la taille relative approximative des animaux.*

aurait permis à l'animal de nager (voir fig. 32, nº 24). Au-dessous de la tête, à l'avant, la bouche est encerclée de plaques dentelées formant une mâchoire redoutable. M. Walcott avait découvert un spécimen isolé raide mais non minéralisé de cet anneau de plaques; en raison de sa symétrie d'ordre quadruple, on a longtemps cru qu'il s'agissait de l'impression aplatie d'une méduse mais on sait maintenant qu'il s'agit d'une partie d'*Anomalocaris*, nom à l'origine attribué à l'appendice isolé. Le diamètre des plaques de la mâchoire et la longueur de la paire d'appendices antérieurs montrent qu'*Anomalocaris* mesurait au moins un demi-mètre de longueur; il s'agissait donc du plus gros animal cambrien connu. Cet organisme était vraisemblablement un prédateur qui se nourrissait d'autres animaux des schistes de Burgess, peut-être même de trilobites en dépit de leurs exosquelettes minéralisés.

Wiwaxia (fig. 29) est un animal intéressant parce que, même s'il est impossible de le classer dans un embranchement connu, il porte une certaine ressemblance aux mollusques, phénomène qui porte à croire que ces animaux ont peut-être tous eu un ancêtre commun il y a très longtemps. *Wiwaxia* avait le corps presque entièrement recouvert d'écailles et les deux côtés de la partie supérieure des appendices étaient munis d'une rangée allongée d'épines. L'organisation des épines semble indiquer qu'elles servaient à décourager les prédateurs; en effet, le fait que les épines de certains spécimens sont brisées, pourrait indiquer que ces organismes ont réussi à détourner l'attention de leurs assaillants. Chose remarquable, les écailles et les épines de *Wiwaxia* semblaient grossir à mesure que croissait l'animal. Pour diverses raisons, il est évident qu'une fois formée, une écaille ou une épine ne pourrait pas grossir avec l'animal. En

principe, l'organisme aurait pu faire pousser une nouvelle série d'écailles entre les rangées déjà formées de manière à entretenir sa couche protectrice; toutefois, il semble que les écailles muaient régulièrement en de plus grosses écailles à mesure que grossissait l'organisme. La mue, c'est-à-dire le changement du squelette externe, caractérise un certain groupe d'animaux tels les arthropodes. Toutefois, il s'agit là du seul point commun de *Wiwaxia* avec les arthropodes, et ce mode de croissance a donc dû évoluer indépendamment. L'organisme se déplaçait probablement sur le fond de la mer à l'aide d'un pied musculaire, ramassant des particules et des débris organiques à l'aide d'un appareil d'alimentation.

Wiwaxia revêt une importance particulière aux yeux des paléontologues pour des raisons scientifiques dépassant largement le cadre des schistes de Burgess. En effet, des écailles d'organismes apparentés ont été découvertes dans une vaste gamme de roches du Cambrien inférieur. Ces écailles se trouvent éparpillées et isolées, sans aucune autre partie de corps, et ce parce qu'aucune autre localité n'a joui de conditions exceptionnelles de conservation semblables à celles responsables de la fossilisation de la faune des schistes de Burgess. Toutefois, en se servant de spécimens complets de *Wiwaxia* recueillis des schistes de Burgess, les paléontologues peuvent reconstituer l'apparence probable d'organismes parents du Cambrien inférieur et donc documenter une période particulièrement obscure de l'évolution des anciens animaux.

Un autre organisme remarquable, *Dinomischus* (fig. 30), avait un corps que maintenait au-dessus du fond un pédoncule allongé ancré dans la boue par un crampon bulbeux. *Dinomischus* se servait peut-être des structures en plaques qui entouraient le haut de son corps pour capturer de minuscules particules alimentaires en suspension dans l'eau. Un grand nombre de groupes d'animaux non apparentés possèdent des anatomies similaires, c'est-à-dire un corps en forme de coupe muni d'organes d'alimentation maintenus au moyen d'un long pédoncule à une certaine hauteur au-dessus du fond de la mer; cependant, il est impossible d'établir des liens certains entre ces groupes et *Dinomischus*.

Un certain nombre d'autres animaux divers ont également été découverts dans les schistes de Burgess et le plus bizarre d'entre eux, au nom d'ailleurs approprié, est certainement *Hallucigenia* (fig. 31). Cette créature insolite comportait un tronc allongé que supportait sept paires d'épines non articulées. Le côté opposé du thorax était muni d'une rangée de sept tentacules derrière lesquels se trouvait un amas de petits tentacules. Chacun des grands tentacules se terminait en une structure bifide en forme de pince qui a peut-être servi à saisir la nourriture. À l'avant, le tronc s'élargissait peut-être pour former une structure céphalique, tandis que l'extrémité postérieure était pliée vers le haut puis vers l'avant. *Hallucigenia* est si bizarre qu'il est difficile de savoir à quoi le comparer; il pourrait même s'agir d'une partie d'animal plus grand qui a été fragmenté avant d'être fossilisé. Toutefois, un spécimen unique semble montrer plusieurs individus groupés sur un cadavre en putréfaction et autour de celui-ci; il s'agissait donc peut-être d'un animal nécrophage dont les épines aiguës lui permettaient de se mouvoir sur le fond marin.

Plusieurs autres animaux des schistes de Burgess sont également difficiles à classer dans des embranchements connus; ils ont été groupés dans la catégorie Divers. Presque tous ces animaux bizarres se trouvent uniquement dans les schistes de Burgess et la paléontologie doit donc beaucoup aux remarquables conditions de conservation dont ils ont joui. Tout comme d'autres organismes de la faune des schistes de Burgess, un grand nombre d'entre eux ont peut-être eu une répartition beaucoup plus vaste à l'origine mais n'ont pas été fossilisés parce que les conditions spéciales de conservation ne se sont pas présentées ailleurs. Il est important d'étudier ces formes puisqu'elles fournissent de nouveaux renseignements sur l'évolution ancienne des animaux. Les scientifiques savent depuis longtemps que la plupart des embranchements d'animaux sinon tous sont apparus au cours du Cambrien. Phénomène moins bien connu, est le fait qu'au cours de cette période de diversification intense des animaux, beaucoup d'autres structures sont apparues mais n'ont pas réussi à survivre jusqu'à l'ère actuelle.

Au fur et à mesure que se sont accumulés les renseignements sur les nombreuses espèces des schistes de Burgess et sur le lieu et les processus de formation de ces schistes, il a été possible de visualiser le milieu dans lequel les animaux et les plantes ont vécu (fig. 32). Un des principaux résultats des travaux récents a été l'identification, dans les fossiles des schistes, de tous les autres grands groupes écologiques reconnus dans les faunes marines actuelles, classés d'après les habitudes de vie et d'alimentation. Toutefois, il faut souligner que les positions de vie dans la reconstitution donnée à la figure 32 ne sont qu'hypothétiques puisque le transport des organismes de la faune a non seulement détruit les pistes et les terriers laissés par ces animaux mais a aussi mélangé des organismes dont les habitats se trouvaient auparavant fort éloignés les uns des autres. Toutefois, il est raisonnable de supposer que certains de ces organismes vivaient enfouis dans les sédiments, par exemple ceux qui vivaient tout simplement dans des galeries comme le ver polychète *Burgessochaeta* et le ver priapulien *Louisella*, ainsi que les organismes fouisseurs comme le ver priapulien *Ottoia*. D'autres animaux étaient plus ou moins limités à la surface des sédiments : on compte parmi ce groupe un grand nombre d'arthropodes (p. ex., *Canadaspis*, *Marrella*, *Olenoides*, *Sidneyia* et *Yohoia*) qui marchaient sur le fond de la mer, fouillant les sédiments en quête d'aliments, ainsi que d'autres formes plus bizarres comme *Hallucigenia*. D'autres organismes, y compris les divers échinodermes, les éponges et *Dinomischus*, vivaient fixés sur le fond de la mer. Plus rarement, un animal vivait fixé sur un autre, par exemple les brachiopodes que l'on retrouve ancrés sur des éponges. Il y avait aussi des organismes nageurs, certains d'entre eux se déplaçant à quelques centimètres à peine au-dessus du fond et d'autres, beaucoup plus près de la surface de la mer. Parmi les organismes qui semblent avoir posséder des organes de nage, on retrouve des arthropodes (*Leanchoilia*), des vers polychètes (*Canadia*, *Insolicorypha*), des chordés (*Pikaia*) et des organismes énigmatiques (*Opabinia* et *Anomalocaris*).

Les modes d'alimentation sont également très variés. Un grand nombre d'animaux fouillaient ou balayaient les sédiments pour y trouver de minuscules particules de nourriture. De nombreux arthropodes (p. ex., *Marrella* et *Yohoia*) et le ver polychète (*Burgessochaeta*) se nourrissaient exclusivement de matières trouvées dans les dépôts sous-marins. D'autres organismes filtraient l'eau de mer, capturant les particules nutritives en suspension dans l'eau. Les éponges, les brachiopodes et les échinodermes des schistes semblent tous s'être nourris de cette manière; ainsi ces organismes, en se maintenant à différentes hauteurs au-dessus du fond de la mer, parvenait à recueillir la nourriture en suspension aux divers niveaux d'eau. Il est très surprenant de retrouver un si grand nombre de prédateurs parmi les organismes des schistes de Burgess. Cette information revêt un très grand intérêt parce que, jusqu'à très récemment, les paléontologues croyaient que ce mode d'alimentation était peu commun au Cambrien; les schistes de Burgess démentent cette supposition. La seule façon, parfois, d'identifier un prédateur est la présence d'un organe d'alimentation à l'aspect féroce qui servait probablement à capturer et à tuer d'autres animaux; le trilobite *Olenoides* et le fossile énigmatique *Anomalocaris* en sont deux exemples. Il arrive que le contenu de l'intestin prouve sans équivoque que l'animal était réellement un prédateur. On a déjà mentionné l'exemple des restes d'hyolithes et de brachiopodes trouvés dans le canal alimentaire de l'arthropode *Sidneyia* et du ver priapulien *Ottoia*. L'exemple des hyolithes ingérés par *Ottoia* revêt une importance toute particulière parce que, une fois les coquilles éliminées de l'intestin, il n'y aurait pas eu de preuve directe (égratignure ou broyage) pour montrer que ces organismes avaient été mangés. Un grand nombre d'hyolithes éparpillées dans les schistes ont peut-être été également ingérées puis éliminées par des priapuliens et d'autres vers.

L'IMPORTANCE SCIENTIFIQUE DES SCHISTES DE BURGESS

Manifestement, la faune des schistes de Burgess fournit des renseignements uniques sur la biologie et l'écologie d'une vaste gamme d'animaux cambriens, beaucoup d'entre eux n'ayant pas de semblables ailleurs. Mais comment s'assurer qu'il ne s'agit pas tout simplement d'un accident de la nature, d'une curiosité, qui, malgré la merveilleux état de conservation des fossiles, n'a que très peu à voir avec l'évolution cambrienne normale? Il y a de bonnes raisons pour croire que l'aspect unique de la faune des schistes de Burgess est le résultat de son merveilleux état de conservation plutôt que de sa composition faunique originale. D'abord, des fossiles d'organismes à corps mou ont été identifiés dans diverses autres roches cambriennes et des fossiles d'animaux particulièrement riches en parties molles conservées ont été découverts dans les environs immédiats des schistes de Burgess. En outre, même lorsque les organismes à corps mou ne sont pas conservés, les empreintes fossiles du Cambrien dénotent la présence antérieure de vers et d'autres organismes. Par ailleurs, presque tous les fossiles de parties dures des schistes de Burgess, par exemple les trilobites et les brachiopodes, sont très répandus dans d'autres roches cambriennes. En effet, si l'on fait exclusion de tous les fossiles d'organismes à corps mou des schistes de Burgess, le reste des espèces à coquille fournirait une association identique à un grand nombre d'autres faunes cambriennes, soit une association absolument pas exceptionnelle ou indicative d'un milieu insolite.

Il semble donc que la faune des schistes de Burgess soit caractéristique, d'une façon unique, des faunes réelles du Cambrien, tandis que les associations provenant d'autres roches sont fortement biaisées en faveur des organismes à parties dures. Les schistes de Burgess fournissent ainsi une vue d'ensemble remarquablement complète de la vraie diversité des formes qui existaient au Cambrien, y compris d'un grand nombre d'embranchements maintenant disparus. Ils fournissent également des renseignements sur l'écologie, particulièrement sur les habitudes d'alimentation des organismes. L'étude des schistes a souligné l'importance des prédateurs ainsi que la vaste gamme de types d'animaux se nourrissant de particules organiques en suspension dans l'eau ou de particules présentes à la surface ou à l'intérieur de la boue du fond de la mer.

On ne saurait exagérer l'importance des schistes de Burgess pour les études paléontologiques et évolutionnaires. Sans eux, les connaissances actuelles de la vie au Cambrien seraient beaucoup moins complètes. Il n'est que juste que cette superbe faune repose dans un cadre approprié, le magnifique parc national de Yoho, et que la carrière d'où elle a été extraite soit inscrite au nombre des sites canadiens du Patrimoine mondial.

ANNEXE

(N.C. Ollerenshaw)

ÉCHELLE STRATIGRAPHIQUE

Âge en millions d'années	Ère		Période	Événement géologique	Événement biologique
0,004	CÉNOZOÏQUE (formes de vie récentes)		QUATERNAIRE		
1				Formation des Grands Lacs	Apparition de l'Homme
1,5-2			TERTIAIRE		
26					
34					
55				OROGÈNE DU LARAMIDE Formation des montagnes Rocheuses	Premiers primates
65	MÉSOZOÏQUE (formes de vie intermédiaires)		CRÉTACÉ		Âge des dinosaures Premiers mammifères — Premiers oiseaux
136			JURASSIQUE		
190-195			TRIASSIC		
225	PALÉOZOÏQUE (formes de vie anciennes)		PERMIEN	OROGÈNE DES APPALACHES Formation des Appalaches	
280			PENNSYLVANIEN		Premiers reptiles
345			MISSISSIPPIEN		
395			DÉVONIEN		Premiers insectes
430-440			SILURIEN		
500			ORDOVICIEN		Premiers poissons
570			CAMBRIEN	SCHISTES DE BURGESS	Abondance d'invertébrés
995	PRÉCAMBRIEN	PROTÉROZOÏQUE	HADRYNIEN		Organismes élémentaires
			HÉLIKIEN		
2600			APHÉBIEN		
		ARCHÉEN			

CGC

GLOSSAIRE

Algue: plante vivant presque exclusivement dans l'eau et variant des formes unicellulaires à de grandes algues.

Antérieur: situé près du devant ou de la tête d'un animal.

Arthropode: animal invertébré appartenant à l'embranchement des Arthropodes et caractérisé par des appendices articulés et un corps segmenté; les trilobites, les crustacés tels que les crabes, et les araignées en sont des exemples.

Articulé: brachiopode (organisme marin à coquille) appartenant à la classe des Articulés et doté d'une coquille formée de deux moitiés (ou valves) réunies par des «dents» et des cavités le long d'une charnière.

Bifide: divisé en deux parties égales par une fissure ou une entaille médiane.

Biote: tous les organismes vivant dans une région, y compris la flore (les végétaux) et la faune (les animaux).

Bivalve: ayant une coquille divisée en deux parties ou valves distinctes.

Brachiopode: invertébré marin de nature solitaire muni d'une coquille bivalve et appartenant à l'embranchement des Brachiopodes.

Cambrien: nom donné à une unité ou division géologique particulière dans une séquence de divisions appelée échelle stratigraphique (voir l'annexe) et couvrant la période allant approximativement de 500 à 570 millions d'années dans le passé, au cours de laquelle a eu lieu l'accummulation d'un système de sédiments ou de précipités qui ont depuis été transformés en roches.

Carapace: bouclier couvrant entièrement la tête et partiellement ou entièrement le corps des crustacés appartenant aux Arthropodes.

Chitine: matériel ou composé organique (polysaccharide amorphe), constituant commun du squelette de divers animaux invertébrés (par exemple des trilobites).

Chordé: animal appartenant au groupe (ou à l'embranchement) d'animaux munis d'une colonne vertébrale osseuse (ou notocorde).

Cloison: support dans une coquille d'hyolithe formant une structure longue, étroite et incurvée qui fait saillie latéralement de la jonction entre le cône (coquille principale) et l'opercule (couvercle).

Cnidaire ou coelentérés: un embranchement regroupant des animaux invertébrés pluricellulaires comme les astéries, coraux et méduses dont les cellules et les tentacules peuvent provoquer une sensation brûlante.

Dorsal: qui appartient au dos ou à la surface supérieure d'un animal.

Échinodermes: animaux marins comme l'astérie, le concombre de mer et les crisoïdes caractérisés par une symétrie radiale et un squelette formé de plaques de calcite à structure réticulée.

Écologie: rapports entre les organismes et le milieu et entre divers organismes;étude de ces rapports.

Embranchement: catégorie de la classification des animaux; l'embranchement représente une section du règne animal et se divise lui-même en classes.

Escarpement: longue falaise ou pente abrupte séparant les surfaces à deux niveaux différents (élévations).

Espèce: unité fondamentale de l'hiérarchie de la classification qui désigne un groupe d'individus de nature aussi bien faunique que florale capables de produire des individus féconds par croisement; en règle générale, plusieurs espèces forment un genre.

Exosquelette: squelette situé à l'extérieur des parties molles du corps, par exemple une coquille ou une carapace.

Faune: tous les animaux d'une région, d'une séquence de roches ou d'un milieu, ou tous les animaux vivant durant une période donnée.

Flore: toutes les plantes d'une région, d'une séquence de roches ou d'un milieu, ou toutes les plantes vivant durant une période donnée.

Formation: nom utilisé par les géologues pour définir une séquence de couches ou de strates de roches similaires dont l'épaisseur varie, de moins d'un mètre à plus de 1 000 mètres, et normalement suivie d'un nom géographique, par exemple la formation de Cathedral dont le nom est tiré du mont Cathedral.

Gastéropode: type de mollusque caractérisé par une coquille unique en spirale; par exemple un escargot.

Genre: catégorie du système de classification utilisé par les scientifiques pour organiser un groupement et une hiérarchie des plantes et des animaux. Une famille se divise en genres, un genre en espèces.

Hyolithe: animal invertébré, peut-être un mollusque, doté d'une coquille fuselée de coupe triangulaire ou circulaire et munie d'un opercule.

Inarticulé: brachiopode (organisme marin à coquille) appartenant à la classe des Inarticulés et doté d'une coquille formée de deux valves dépourvues de dents articulaires ou de cavités et retenues uniquement par des muscles.

Invertébré: animal sans colonne vertébrale appartenant à l'embranchement des Invertébrés.

Mollusque: invertébré appartenant à l'embranchement des Mollusques qui comprend les gastéropodes, les pélécypodes (praires, etc.) et les céphalopodes.

Notocorde: structure souple et élastique servant à supporter ou à raidir le corps d'un animal, soit la forme ancestrale et précurseur de la colonne vertébrale chez les vertébrés.

Opercule: couvercle.

Paléontologue: scientifique qui étudie la vie dans le passé géologique à l'aide des restes fossilisés d'animaux et de plantes.

Paléoreconstitution: établissement d'un modèle d'un organisme ou d'un milieu tel qu'il a existé dans le passé géologique.

Phyllopode: au sens propre «à pied en forme de feuille», soit les appendices en forme de feuille d'un crustacé appartenant aux Arthropodes.

Plan dorsiventral: plan perpendiculaire à l'axe longitudinal d'un animal, tiré du dos au ventre.

Priapulien: petit animal marin vermiforme parfois long de plusieurs pouces et dont l'extrémité caudale est normalement munie d'un ou de deux appendices: les priapuliens appartiennent à la classe des Priapuliens.

Processus: branche ou appendice faisant saillie du corps principal.

Récif: crête ou banc proéminent qui s'avance au-dessus du fond de la mer, érigé par des organismes comme les coraux, les spongiaires et les bryozoaires.

Soie: poil mince et normalement rigide.

Trilobite: arthropode marin disparu et muni d'un exosquelette,

Ventral: qui appartient à la partie inférieure ou abdominale de la surface d'un animal, opposée au côté dorsal.